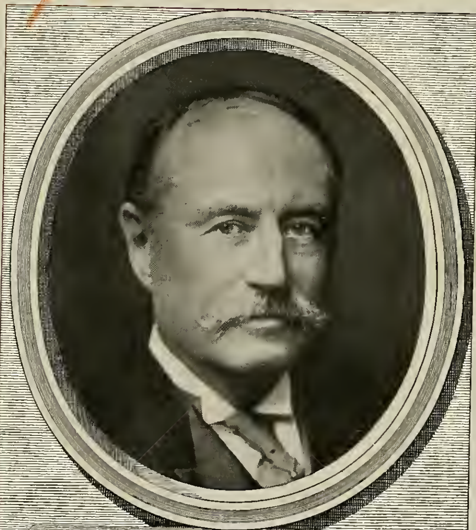
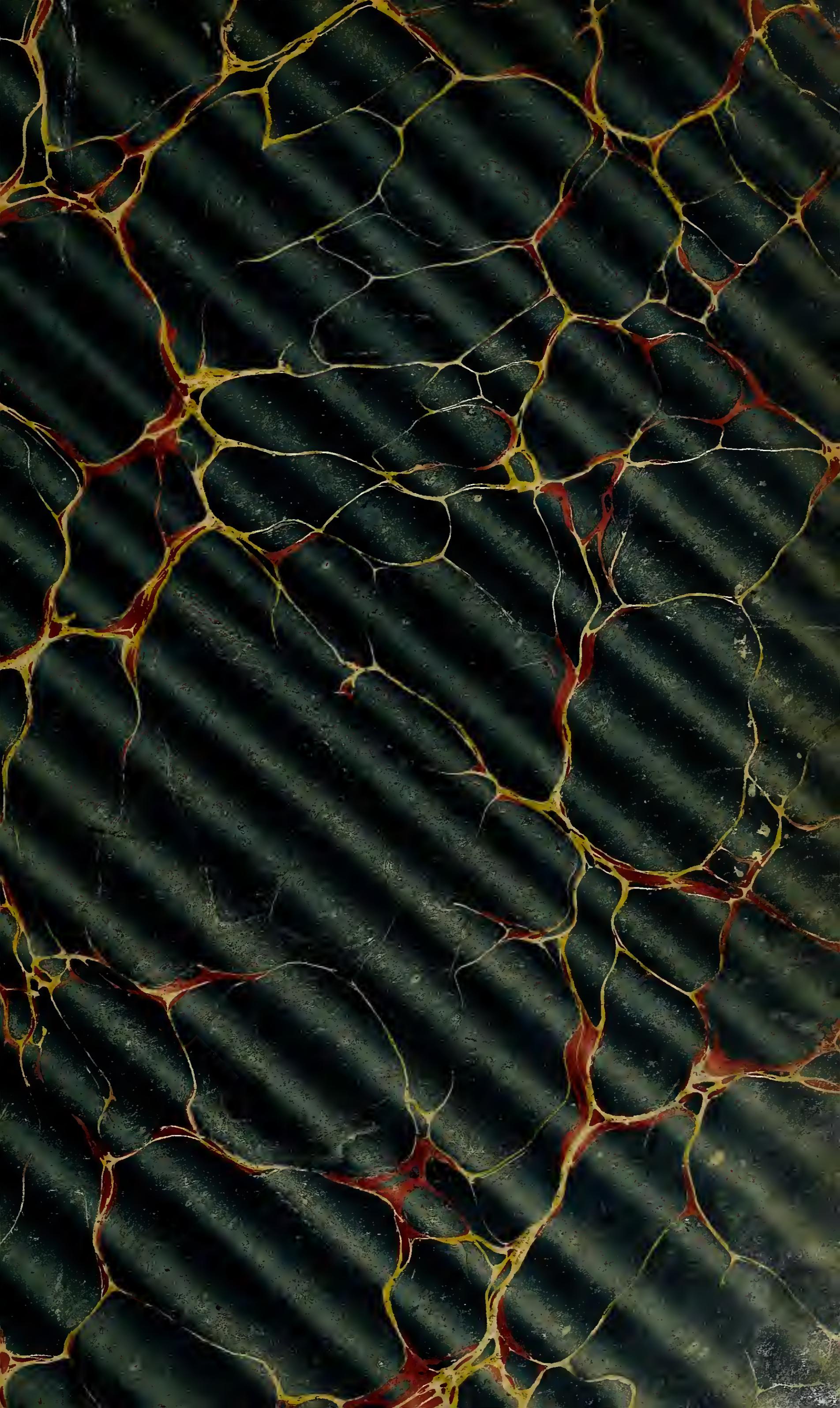






John G. Curtis

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN.

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

FÜR

STUDIRENDE DER MEDICIN

VON

Privatdoc. Dr. **F. SCHENCK** u. Dr. phil. et med. **A. GÜRBER**,
Assistenten am physiologischen Institut in Würzburg.

MIT 53 ABBILDUNGEN.



STUTTGART.
VERLAG VON FERDINAND ENKE.
1897.

Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart.

Vorwort.

Unter den Studirenden der Medicin besteht vielfach, wie wir aus öfter an uns gerichteten Fragen entnommen haben, der Wunsch nach einem Leitfaden der Physiologie des Menschen, der die wichtigsten Lehrsätze in knapper Form enthält und dem Anfänger die Uebersicht über dieses Gebiet erleichtert. Es giebt allerdings schon solche Compendien — wir nennen die von Oestreich, Breitenstein, Schmidt, Peter u. A. Diese können jedoch wohl nicht ernstlich als Lehrmittel für den physiologischen Unterricht in Betracht kommen; denn sie enthalten manche recht grobe Fehler. Trotzdem werden sie viel von den Studirenden benutzt. Es erschien uns der Versuch angebracht, diesen Büchern Concurrenz zu machen, und wir haben aus dem Grunde das vorliegende Buch, einer Aufforderung der Verlagsbuchhandlung folgend, geschrieben.

Was die Anordnung des Stoffes anlangt, so glauben wir nicht wesentlich von dem hergebrachten bewährten System abgewichen zu sein. Unser Bestreben war, möglichst das in den Vordergrund der Darstellung zu bringen, was als thatsächlich allgemein anerkannt gilt, dagegen auf eine Discussion unentschiedener Fragen nicht einzugehen. Freilich war es nicht ganz zu vermeiden, auch hier und da Hypothetisches zu streifen.

Die physiologische Methodik ist nur kurz behandelt, vielfach sogar nur mit wenigen Worten angedeutet. Eine ausführliche Beschreibung der Methoden und Apparate entsprach nicht dem beabsichtigten Umfange des Buches und durch eine kürzere Darstellung der Methodik wäre vielleicht bei dem Studirenden die irrige Ansicht erweckt worden, dass nur Weniges zum Verständniss der-

selben erforderlich sei. Es erschien uns ein kurzer Hinweis meist genügend, weil der Studirende daraus am ehesten entnehmen kann, dass unser Buch durchaus nicht Alles enthält, was er wissen muss, und dass das Studium des Buches vielleicht den Ueberblick über das Gesammtgebiet der Physiologie erleichtert, aber keineswegs den Besuch der Collegien und Curse, sowie die Benutzung eines grösseren Lehrbuchs ersetzen kann.

Die Figuren des Buches sind meist Nachbildungen von solchen Figuren, die sich in bekannten Lehrbüchern und Originalabhandlungen finden. Ein grosser Theil der Figuren wurde uns von der Verlagsbuchhandlung gütigst zur Verfügung gestellt aus dem im gleichen Verlage erschienenen Lehrbuch der Physiologie von Bernstein, nämlich die Figuren 1, 14, 16, 17, 32–34, 37, 39—44, 46—48 und 51—53. In dankenswerther Weise haben uns ferner die Verlagsbuchhandlungen F. C. W. Vogel (Leipzig) die Clichés zu Fig. 5—8 (aus Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. V), Eduard Besold (Leipzig) die Figuren 19, 22, 24, 45, 49, 50 (aus Rauber, Anatomie etc.) und Fischer (H. Kornfeld, Berlin) die Fig. 23 (aus Lenhossek, Der feinere Bau des Nervensystems) überlassen.

Ganz besonderen Dank schulden wir Herrn Professor Fick, der uns bei der Abfassung des Buches mit seinem Rathe zur Seite stand.

Würzburg, im October 1897.

Dr. F. Schenck. Dr. A. Gürber.

Inhaltsverzeichniss.

3. Abschnitt.

Die Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung.

Einleitung.

Die Physiologie ist die Lehre vom normalen Leben. Sie wird eingetheilt in:

1. Allgemeine Physiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen Lebenseigenschaften oder vom Wesen der lebendigen Substanz.
2. Specielle Physiologie, d. i. die Lehre von den Lebenserscheinungen der einzelnen Lebewesen (z. B. Mensch, Thiere, Pflanzen) und der einzelnen Organe dieser Lebewesen.

Das Folgende enthält die Hauptsätze der Physiologie des Menschen. Zur Einleitung sei ein ganz kurzer Ueberblick über die allgemeine Physiologie vorausgeschickt.

Allgemeine Physiologie.

§ 1. Der Stoff- und Kraftwechsel. Die Reizbarkeit.

Die **lebendige Substanz** enthält keine anderen Elementarstoffe und Kräfte, als die leblose Natur. Es giebt keine besondere „Lebenskraft". Die Lebenseigenschaften beruhen auf den chemischen und physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz. Die Constitution dieser Substanz ist nicht bekannt; fraglich ist sogar, ob die lebendige Substanz ein chemisches Individuum oder ob sie ein Gemisch verschiedener Körper ist.

Die Lebensvorgänge bestehen in chemischen und physikalischen Processen, dem Stoff- und Kraftwechsel.

Der **Stoffwechsel** besteht darin, dass die Lebewesen einerseits die organischen Verbindungen, aus denen ihr Körper besteht, fortwährend spalten und unter Zutritt von Sauerstoff oxydiren, wobei

einfache Verbindungen (Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und einfache Ammoniakderivate, z. B. Harnstoff) entstehen (**Dissimilation**), anderseits ihre Körpersubstanz wieder aufbauen aus Substanzen der Aussenwelt (**Assimilation**).

Die Assimilationsfähigkeit ist bei verschiedenen Lebewesen verschieden gross. Chlorophyllhaltige Pflanzen vermögen im Sonnenlicht sehr einfache anorganische Verbindungen (z. B. Kohlensäure, Wasser, salpetersaure Salze) unter Abspaltung von Sauerstoff zu assimiliren und so zum Aufbau ihrer organischen Körpersubstanzen zu verwenden. Thiere dagegen bilden ihre Körpersubstanz nicht aus anorganischen, sondern aus organischen Verbindungen, die sie als Nahrung dem Pflanzenreich entnehmen. Der Thierkörper vermag aus den aufgenommenen organischen Nahrungsstoffen immerhin durch Reduction und synthetische Processe organische Verbindungen höherer Art zu bilden. Eine im Thierkörper sicher nachgewiesene Reductionssynthese ist z. B. die Bildung von Fett aus Kohlehydraten.

Die Dissimilationsproducte des Thierreichs können von Pflanzen wieder assimilirt werden und zwar Kohlensäure und Wasser direct, die Ammoniakderivate erst, nachdem sie durch gewisse, im Boden vorkommende Bacterien in salpetersaure Salze umgewandelt sind. So vollzieht sich ein Kreislauf des Kohlenstoffs, Wasserstoffs und Stickstoffs durch die Welt der Lebewesen.

Die Grösse der physiologischen Verbrennungen hängt ab von inneren Bedingungen der lebendigen Substanz, nicht lediglich von der Sauerstoffzufuhr, wie etwa bei gewöhnlichen Oxydationsprocessen.

Die Verbrennungen können bei manchen Lebewesen sogar ohne Zufuhr elementaren Sauerstoffs vor sich gehen. In diesem Falle sind die Lebewesen im Stande, den Sauerstoff aus sauerstoffhaltigen Verbindungen zu entnehmen.

Beispiel: Es giebt Bacterien, die in einem Medium ohne freien Sauerstoff leben (sogenannte anaërobe Bacterien) und doch Kohlensäure bilden. Sie entnehmen den zur Oxydation des Kohlenstoffs nöthigen Sauerstoff den sauerstoffhaltigen Verbindungen ihrer Umgebung.

Die Lehre vom **Kraftwechsel** gründet sich auf das von J. R. Mayer und H. Helmholtz entdeckte Gesetz der Erhaltung der Kraft, welches aussagt, dass die Summe aller Kräfte im Weltall immer constant bleibt, dass also nie Kraft entsteht oder verschwindet, sondern nur Umwandlung einer Kraftform in eine andere erfolgt.

Bei der Dissimilation erfolgt eine Umwandlung der in den organischen Substanzen aufgehäuften chemischen Spannkraft in lebendige

Kraft, hauptsächlich in Wärme und in mechanische Arbeit, in geringem Maasse auch in elektrische Kräfte (z. B. bei elektrischen Fischen) und Licht (z. B. bei Leuchtkäfern). Die bei der Dissimilation frei werdende lebendige Kraft befähigt den lebenden Körper zu seinen Leistungen.

Wenn bei der Assimilation die organischen Substanzen gebildet werden, so wird zugleich chemische Spannkraft in ihnen aufgehäuft. Diese Kraft entstammt in letzter Instanz dem Sonnenlicht. Nur im Sonnenlicht vermögen die chlorophyllhaltigen Pflanzen zu assimiliren. Nicht alle Lichtstrahlen sind zur Assimilation geeignet: nur die rothen und gelben, nicht aber die grünen, blauen und violetten.

Alle Kraft, die die Lebewesen zu ihren Leistungen befähigt, ist demnach in chemische Spannkraft umgewandeltes Sonnenlicht.

Der Stoff- und Kraftwechsel kann beeinflusst werden durch äussere chemische und physikalische Einwirkungen.

Besonders wichtig ist die Dissimilationssteigerung durch äussere Einflüsse. Einflüsse, die die Dissimilation steigern, heissen erregende Mittel oder **Reize.** Die Dissimilationssteigerung durch Reize heisst **Erregung.** Der äussere Ausdruck der Erregung ist die Thätigkeit. Die Fähigkeit der lebendigen Substanz, durch Reize erregt zu werden, heisst **Erregbarkeit** oder **Reizbarkeit.**

Beispiel: Ein Muskel, durch einen elektrischen Strom in Erregung versetzt, geht aus dem Ruhezustand über in den Thätigkeitszustand, wobei die Verbrennungsprocesse erheblich gesteigert sind, der Muskel sich verkürzt und Arbeit leistet.

Der Reiz führt dem erregten Gebilde nicht die bei der Erregung frei werdende Kraft erst zu, sondern löst nur die Umsetzung schon vorhandener chemischer Spannkraft in lebendige Kraft aus, gerade so wie der Zünder einer Kanone die Pulverexplosion auslöst. Desshalb ist die Erregungsgrösse nicht proportional der Reizgrösse.

Eine Erregung, die an irgend einem Punkte eines erregbaren Gebildes, z. B. einer Muskelfaser entsteht, kann sich durch Reizleitung von da in dem Gebilde ausbreiten.

Die **Reize** sind einzutheilen in:

1. Chemische, d. s. Stoffe, die durch chemische Einwirkung auf die erregbare Substanz deren Dissimilation veranlassen. Elektrische Reize wirken nach Art der chemischen, weil der Strom durch Polarisationen an der Stelle seines Ein- und Austrittes in das erregbare Gebilde chemische Veränderungen bewirkt, die die Erregung zur Folge haben können.

2. Physikalische, und zwar mechanische (Stoss, Zerren), thermische (Erwärmen) und photische (Licht, das z. B. die Netzhaut erregt). Die Wirkung dieser physikalischen Reize lässt sich auf ein gemeinsames Princip zurückführen, das ist die Erschütterung, durch welche die der Erregung entsprechende chemische Umsetzung ausgelöst wird.

Substanzen, die durch Erschütterung zersetzt werden, sind die Explosivkörper, d. s. Verbindungen mit labiler Bindung der Atome, die bei der Zersetzung in stabilere Verbindungen zerfallen. Die erregbare Substanz der Lebewesen ist vielleicht auch solch eine labile Verbindung.

Einflüsse, die die Grösse des Stoff- und Kraftwechsels vermindern oder gar die Lebensfähigkeit der lebendigen Substanz ganz vernichten, heissen lähmende Mittel und ihr Effect heisst **Lähmung.**

Der Lähmungszustand, in dem die Lebensäusserungen ganz aufhören, ohne dass jedoch die Lebensfähigkeit vernichtet ist, heisst latentes Leben oder **Biostition.** In Biostition befinden sich z. B. manche Lebewesen bei den niedrigsten, dem Leben noch nicht schädlichen Temperaturen, ferner eingetrocknete Pflanzensamen, Sporen der Bacterien.

Starke Erregung kann auch Ursache von Lähmung sein, die man dann **Ermüdung** oder Erschöpfung nennt, und die theils durch zu grossen Verbrauch des erregbaren Materials, theils durch schädliche Wirkung der im erregbaren Gebilde angehäuften Dissimilationsproducte (Ermüdungsstoffe) bedingt ist. Ein in Ruhe gelassenes ermüdetes Gebilde erholt sich durch Wiederersatz des erregbaren Materials und durch Entfernung der Ermüdungsstoffe.

§ 2. Die physiologische Bedeutung der Formbestandtheile der Lebewesen.

Das Leben ist nicht nur an bestimmte chemische Stoffe, sondern zugleich an eine bestimmte räumliche Anordnung dieser Stoffe gebunden, was in der Structur oder Organisation der Lebewesen zum Ausdruck kommt.

Die Structurelemente, aus denen alle Lebewesen aufgebaut sind, sind die **Zellen.** Die characteristischen Bestandtheile jeder Zelle sind:

1. das **Protoplasma,** eine gallertige Masse, die besteht aus einer flüssigen Grundsubstanz und festen Bestandtheilen (Protoplasmagerüst, Körnchen, Chromatophoren und sonstige Einschlüsse);

2. ein oder mehrere im Protoplasma befindliche **Kerne,** meist

kuglige Gebilde, bestehend aus Kernmembran, Kerngerüst, Kernsaft und Kernkörperchen.

Protoplasma und Kern sind die Träger des Lebens.

Die Zellen, aus denen die Lebewesen bestehen, sind physiologisch sehr ungleichwerthig. Vom physiologischen Gesichtspuncte kann man sie im Allgemeinen eintheilen in 2 Gruppen:

1. Zellen, die selbstständig existenzfähige Lebewesen (physiologische Individuen) sind, z. B. alle einzelligen Organismen (Protisten), das sind Zellen, denen alle physiologischen Verrichtungen zukommen in dem Maasse, in dem sie zur Erhaltung des Lebens nöthig sind.

Einfachere physiologische Individuen, als Zellen, giebt es nicht. Theile von Zellen (abgetrennte Protoplasmastücke, einzelne Kerne) sind für sich allein nicht existenzfähig.

2. Zellen, die nicht für sich allein, sondern nur in physiologischem Zusammenhang mit anderen Zellen existenzfähig sind, weil in ihnen, als den Gliedern eines Organismus einzelne physiologische Verrichtungen besonders stark ausgebildet, andere dagegen mehr oder weniger rückgebildet und von anderen Zellen übernommen sind. Hier bilden viele Zellen zusammen das physiologische Individuum; die zur Erhaltung des Lebens nöthigen Verrichtungen sind auf verschiedene Zellen des Individuums vertheilt. Da in solchen Zellen die besonders ausgebildeten physiologischen Verrichtungen fast rein hervortreten, so sind sie physiologisch einfacher, aber desshalb auch unselbstständiger, als einzellige Individuen.

Unberechtigt ist es, die Zellen Elementarorganismen zu nennen, weil die Zellen der zweiten Art keine Organismen, sondern Theile eines Organismus sind.

Alle aus vielen physiologisch differenten Zellen bestehende Organismen entwickeln sich übrigens aus undifferenzirten Zellen. Die physiologische Differenzirung ist von einer morphologischen Differenzirung begleitet, die in den verschiedenen Zellformen zum Ausdruck kommt.

Wenn auch in Folge der Arbeitstheilung in einzelnen differenzirten Zellen bestimmte Functionen überwiegen, so müssen doch diejenigen physiologischen Verrichtungen allen Zellen gemeinsam sein, welche gebunden sind an die für alle Zellen characteristischen Bestandtheile. Diese physiologischen Verrichtungen bestehen im Allgemeinen in allen den Vorgängen, die die Ernährung und Fortpflanzung der Zellen bezwecken.

§ 3. Wachsthum und Tod. Entstehung und Entwicklung der Lebewesen.

Ueberwiegt in einem Lebewesen die Assimilation und der Ansatz der Assimilationsproducte über die Dissimilation, so erfolgt **Wachsthum** des Organismus; überwiegt die Dissimilation, so erfolgt Körperschwund. Bei jedem Lebewesen überwiegt anfangs die Assimilation, der Körper wächst; später lässt die Assimilationsfähigkeit nach, es kommt zum Körperschwund, was zur Folge hat, dass der **physiologische Tod** oder der Tod an Altersschwäche eintritt.

Ein neues Lebewesen entsteht zur Zeit nur dadurch, dass ein abgetrennter Theil eines schon bestehenden Lebewesens entweder für sich allein oder nach Vereinigung mit einem Theile eines zweiten (geschlechtliche Zeugung) wächst und sich zu dem neuen Lebewesen entwickelt. Das Leben pflanzt sich vom Mutterorganismus auf den Tochterorganismus fort.

Ueber die Art der Entstehung der ersten Lebewesen auf der Erde, von denen alle späteren abstammen, ist noch nichts bekannt.

Die morphologischen Erscheinungen bei dem Wachsthum und der Neubildung von Lebewesen sind die Zellvermehrung und Formentwicklung.

Die Zellen vermehren sich durch Theilung.

Dabei theilt sich der Zellkern in zwei Kerne, danach auch das Protoplasma in zwei um die Tochterkerne gruppirte Theile. Die Kerntheilung erfolgt entweder direct durch Einschnürung des Kernes in zwei, oder indirect dadurch, dass das Kerngerüst sich zunächst umwandelt in einen dicken, knäuelförmig gewundenen Faden; dieser Faden wird durch Quertheilung in eine Zahl von Kernsegmenten zerlegt, jedes Segment spaltet sich der Länge nach in zwei Hälften, von denen die eine sich an der Bildung des einen Tochterkernes betheiligt, die andere an der Bildung des anderen Kernes. Von bestimmendem Einfluss bei der indirecten Kerntheilung sind die Centralkörper, Gebilde, die in Form von zwei oder mehr Körnchen im Protoplasma zur Seite des Kerns liegen, sich vor der Kerntheilung in zwei (sogenannte Polkörperchen) theilen und durch Fibrillen, die von ihnen ausgehen, die Richtung, in der die Kernfragmente nach der Theilung auseinandergehen, bestimmen. (Näheres in den Lehrbüchern der Histologie.)

Die Neubildung von Organismen erfolgt entweder dadurch, dass einzelne vom Mutterorganismus durch Zelltheilung losgetrennte Zellen für sich allein selbstständig weiter existiren und wachsen (ungeschlechtliche Zeugung, Zeugung durch Theilung oder Knospung), oder dadurch, dass zwei Zellen, die einem oder zwei geschlechtlich verschiedenen Lebewesen derselben Art entstammen, sich zu einem

Lebewesen vereinigen (geschlechtliche Zeugung, Vereinigung von Ei- und Samenzelle).

Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle ist die Befruchtung. Dabei verschmelzen die Kerne beider Zellen zu einem Kern. Durch Zelltheilung, verbunden mit Zelldifferenzirung, wächst der neue Organismus aus der befruchteten Eizelle heran.

Bei manchen Arten von Lebewesen (z. B. Gefässcryptogamen, Hydromedusen) wechseln Generationen mit einander ab, von denen die eine sich ungeschlechtlich, die andere geschlechtlich fortpflanzt (Generationswechsel).

Die Formentwicklung des einzelnen Lebewesens **(Ontogenese)** erfolgt so, dass der aus der einfachen Zelle oder der vereinigten Ei- und Samenzelle entstehende Tochterorganismus sich zu einer dem Mutterorganismus gleichen oder wenigstens sehr ähnlichen Form entwickelt. Der Mutterorganismus überträgt durch **Vererbung** seine Eigenschaften auf den Tochterorganismus.

Die zur Zeit existirenden Arten von Organismen haben nicht vom Beginn der Existenz des Lebendigen an schon bestanden, sondern sind durch Entwicklung aus einfacheren Formen von Lebewesen im Laufe der Zeit hervorgegangen (Entwicklung der Art, **Phylogenese**).

Die Formen, die der wachsende Einzelorganismus bei der Ontogenese nach einander annimmt, sind gleich den Formen, die der erwachsene Organismus im Laufe der Phylogenese nach einander hatte. Die Ontogenese ist eine kurze Wiederholung der Phylogenese (Biogenetisches Grundgesetz von Haeckel).

Die Ursache der Formentwicklung liegt in der Veränderlichkeit (Variabilität) des Baus und der Functionen der lebendigen Gebilde, d. h. im Grunde in der quantitativen und qualitativen Veränderlichkeit des Kraft- und Stoffwechsels. Die Ursache dieser Variabilität ist nicht bekannt.

Das Princip, aus dem die Selectionstheorie Darwin's die Entstehung der Arten auf Grund der Variabilität erklärt, ist das der „natürlichen Auslese im Kampfe um's Dasein“. Die Individuen einer Generation bestimmter Art unterscheiden sich in Folge der Variabilität durch geringfügige Verschiedenheiten in ihrem Bau und ihren Functionen. Den Kampf um's Dasein, den diese Individuen mit feindlichen Naturgewalten und anderen Lebewesen führen, überstehen diejenigen Individuen am besten, die dazu die günstigsten Eigenschaften haben. Diese Individuen sind daher am ehesten zu weiterer Existenz und zur Zeugung von Nachkommen auserlesen, auf welche sie die günstigen Eigenschaften vererben. Eine solche Auslese durch viele Generationen hindurch bringt schliesslich Organismen hervor, die jene günstigen Eigenschaften so stark entwickelt besitzen, dass sie von ihrem Stammorganismus wesentlich verschieden erscheinen.

Die dauernde Auslese der günstigsten Abweichungen führt zur Ausbildung solcher Wesen, die den äusseren Bedingungen in hohem Grade angepasst sind. So entsteht die **Zweckmässigkeit,** die uns an vielen Organismen und Organen auffällt.

Die Darwin'sche Theorie erklärt wohl die Entstehung der Arten auf Grund des Variabilitätsgesetzes, über die Ursache der Variabilität selbst, d. h. über die wesentlichste Vorbedingung zum Entstehen der Arten, giebt sie aber keinen Aufschluss und kann desshalb auch nicht als eine vollgültige Erklärung der Phylogenese angesehen werden.

Das Princip der Darwin'schen Theorie trifft zweifellos bei der Entstehung mancher Arten zu. Ob es allein zur Erklärung der Formentwicklung ausreicht, oder ob neben ihm auch noch andere äussere oder gar innere Ursachen bei der Phylogenese wirksam sind, muss dahin gestellt bleiben.

Nach einer anderen Theorie (Lamarckismus) soll, wenn auf die Nachkommen eines Lebewesens durch viele Generationen hindurch irgend welche Einflüsse stetig in gleichem Sinne verändernd einwirken, eine Aenderung des Baus und der Functionen resultiren können, die schliesslich erblich wird und so zum Entstehen einer neuen Art führt.

Von einigen Autoren wird auch angenommen, dass von vorne herein eine gewisse Tendenz in der lebendigen Substanz zur Entwicklung und zur Vervollkommnung vorhanden gewesen ist.

§ 4. Körperliches Leben und Seelenleben.

Die Physiologie hat die Aufgabe, die objectiv nachweisbaren Lebensvorgänge zu erforschen. Es giebt ausser den objectiv nachweisbaren Lebensvorgängen aber noch solche, die bloss subjectiv wahrzunehmen sind, das sind die Vorgänge des Seelenlebens, die Bewusstseinszustände und -vorgänge. Erforschung des Seelenlebens ist Aufgabe der Psychologie.

Psychische Vorgänge sind stets begleitet und abhängig von physiologischen Vorgängen im Centralnervensystem. Es fällt natürlich der Physiologie die Aufgabe zu, das Wesen der physiologischen Vorgänge zu untersuchen, die mit psychischen verknüpft sind. Desshalb kann der Physiologe in der Lehre vom Centralnervensystem und den Sinnesorganen die Thatsachen der Psychologie nicht unberücksichtigt lassen, wenn es auch nicht seine Aufgabe ist, die psychischen Erscheinungen physiologisch zu erklären.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich für die Physiologie des Menschen folgende Eintheilung:

1. Die Lehre vom Stoffwechsel.
2. Die Lehre vom Kraftwechsel und der Kraftauslösung.
3. Die Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung.

---

1. Abschnitt. Die Lehre vom Stoffwechsel.

Die brennbaren Bestandtheile unseres Körpers erleiden fortwährend chemische Aenderungen, indem sie unter Zutritt des eingeathmeten Sauerstoffs verbrennen.

Die Verbrennungsproducte werden aus den Geweben, in denen die Verbrennungen vor sich gehen, durch die Blut- und Lymphcirculation entfernt und aus dem Körper ausgeschieden, und zwar die Kohlensäure gasförmig durch die Lungen, die anderen Endproducte des Stoffwechsels durch drüsige Ausscheidungsorgane.

Damit der Körper auf seinem Bestande bleibt, muss ihm neues Brennmaterial von aussen her immer wieder zugeführt werden. Das geschieht durch die Aufnahme der Nahrungsstoffe, die durch die Verdauung aufnahmefähig gemacht werden und nach der Resorption durch das Blut den Geweben zugeführt und assimilirt werden.

Die Lehre vom Stoffwechsel umfasst demnach folgende Theile der Physiologie:

1. Die chemischen Bestandtheile des Körpers und ihre physiologische Bedeutung.
2. Blut, Blutgase und Athmung, Blutbewegung, Athembewegungen, Lymphe.
3. Secretionen.
4. Ernährung, Nahrungsstoffe, Nahrungsmittel, Verdauung, Resorption und Assimilation der verdauten Nahrungsstoffe.
5. Uebersicht über den Gesammtstoffwechsel.

Kapitel I. Die chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers.

Der Körper besteht aus 15 Elementen, die ungefähr in folgenden Mengen vorkommen:

Kohlenstoff:	18,5 %,	Sauerstoff:	65,0 %
Wasserstoff:	11,0 „	Stickstoff:	2,5 „

Schwefel, Phosphor, Chlor, Jod, Fluor, Silicium, Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen; letztere Elemente alle zusammen 3 %.

Eisen enthält ein erwachsener Mensch etwa 3 g. Andere Elemente, die gelegentlich in Spuren zu finden sind, müssen als zufällige Bestandtheile angesehen werden.

Der Körper ist also vorwiegend aus Metalloiden aufgebaut.

In freiem Zustande kommen nur Sauerstoff, Stickstoff und Wasserstoff in geringen Mengen vor; nur der Sauerstoff hat in dieser Form physiologische Bedeutung.

Der grösste Theil dieser und alle anderen Elemente sind zu anorganischen und organischen Verbindungen vereinigt, an denen sie sich im Einzelnen folgendermaassen betheiligen:

1. **Kohlenstoff** bildet in seinen Verbindungen die Grundlage aller organischen Stoffe unseres Körpers. Er verbindet sich mit Wasserstoff und Sauerstoff zu Fetten und Kohlehydraten, mit Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel zu den Eiweisskörpern. Er ist daher auch Bestandtheil der Stoffwechselproducte dieser Substanzen und hier grösstentheils in der Kohlensäure enthalten, die theils frei, theils als Carbonat oder Bicarbonat an Alkalien und Kalk gebunden überall im Körper vorkommt.

2. **Wasserstoff** ist grösstentheils (zu drei Viertel) in Wasser an Sauerstoff gebunden, bildet mit Chlor die Salzsäure, mit Schwefel den Schwefelwasserstoff der Darmgase, mit Stickstoff das Ammoniak und dessen Salze, und gehört vor allem zu den Hauptbestandtheilen der organischen Verbindungen.

3. **Stickstoff** kommt in anorganischer Bindung nur als Ammoniak mit Wasserstoff verbunden vor, betheiligt sich aber an vielen organischen Verbindungen, von denen die Eiweisskörper mit ihren Derivaten und Stoffwechselproducten die wichtigsten sind.

4. **Sauerstoff** ist zu neun Zehntel im Wasser, in geringen Mengen in der Kohlen-, Schwefel- und Phosphorsäure und ihren Salzen vorhanden; ausserdem kommt er in allen organischen Verbindungen des Körpers (mit Ausnahme einiger Kohlenwasserstoffe im Darm) vor.

5. Vom **Schwefel** kommt ein kleiner Theil auf schwefelsaure Salze und ein noch kleinerer auf Schwefelwasserstoff und Schwefeleisen (im Darm); der weitaus grösste Theil ist im Eiweiss enthalten, wo er in zwei Formen vorkommt: als reducirter (leicht durch Kochen mit Alkali abspaltbarer) und als oxydirter (fest in das Eiweissmolekül eingefügter) Schwefel. In beiden Formen scheint er auch in Stoffwechselproducten des Eiweiss enthalten zu sein.

6. **Phosphor** scheint in seinen anorganischen und organischen Verbindungen nur in Form der Phosphorsäure vorzukommen; diese bildet mit Alkalien und Kalk Salze, von denen letzteres ein Hauptbestandtheil unseres Knochengerüstes ist. Phosphorhaltige organische Verbindungen sind: Lecithin, Jecorin, Protagon, Nucleine.

7. **Eisen** findet sich als anorganisches, d. i. durch die gewöhnlichen Reactionen nachweisbares Eisen in Leber und Milz (wahrscheinlich als Oxydverbindung) abgelagert, und im Darminhalt (als Schwefeleisen). Von besonderer physiologischer Bedeutung sind die organischen Eisenverbindungen, deren wichtigste der Blutfarbstoff, das Hämoglobin, ist. In geringem Grade eisenhaltig sind auch manche Nucleoalbumine. Man bezeichnet die organischen Verbindungen des Eisens, die die gewöhnlichen Eisenreactionen nicht geben, als metallorganische.

Die bis jetzt besprochenen Elemente sind die wichtigsten organogenen Elemente, so genannt, weil sie die organischen Stoffe unseres Körpers zusammensetzen.

Die noch übrigen vier Metalle kommen zwar auch mit organischen Stoffen, besonders Eiweissstoffen, verbunden vor, jedoch nicht in metallorganischen Bindungen, so dass man behaupten darf: diese Elemente finden sich in unserem Organismus nur in Form anorganischer Bindung.

8 und 9. **Kalium** und **Natrium**, die in fast äquivalenten Mengen vorkommen, bilden hauptsächlich mit Kohlensäure, Salzsäure und Phosphorsäure saure und neutrale Salze, von denen die des Kalium vorwiegend in den Gewebszellen, die des Natrium mehr in den Gewebsflüssigkeiten vorkommen. Die Alkalimetalle verbinden sich auch salzartig mit den Eiweisskörpern.

10 und 11. **Calcium** und **Magnesium** sind als kohlensaure und phosphorsaure Salze der Hauptbestandtheil der Knochen. Calcium findet sich allein oder mit Phosphorsäure zusammen auch an Eiweiss gebunden. Auch Magnesiumverbindungen des Eiweiss scheinen zu bestehen.

12. **Chlor** kommt als freie Salzsäure (im Magensaft) vor, oder an Alkali, besonders Natrium, gebunden und ist dann vorwiegend in den Gewebsflüssigkeiten enthalten. Mit den Verdauungsproducten des Eiweiss bei der Magenverdauung bildet die Salzsäure sauer reagirende Chlorhydrate.

13. **Jod** ist in dem Jodothyrin enthalten, einer Substanz, die in der Schilddrüse des erwachsenen Menschen vorkommt.

14. **Fluor** kommt an Calcium gebunden im Zahnschmelz vor.

15. **Silicium** ist in den Haaren gefunden worden; in welcher Form es dort vorkommt, ist unbekannt.

Die im Körper vorkommenden chemischen Verbindungen lassen sich vom physiologischen Gesichtspuncte aus in folgende drei Gruppen theilen:

1. Anorganische Verbindungen (z. B. Wasser und Salze), d. s. gesättigte Verbindungen, die durch die chemischen Processe im Körper nicht in noch gesättigtere übergeführt werden und daher dem Körper nicht als Kraftquelle für seine Leistungen dienen. Ihre Bedeutung für das Leben liegt vorwiegend in ihren physikalischen Eigenschaften; sie betheiligen sich zwar auch an chemischen Umsetzungen, doch wird dabei niemals nutzbare Energie gewonnen.

2. Organische Verbindungen, die als Kraftquelle für den Organismus dienen (Eiweissstoffe, Fette, Kohlehydrate); die in ihnen angehäufte chemische Spannkraft wird bei ihrer physiologischen Verbrennung frei.

3. Organische Verbindungen, die als Endproducte des Stoffwechsels bei der physiologischen Verbrennung entstanden und zur Ausscheidung aus dem Körper bestimmt sind (stickstoffhaltige Endproducte des Stoffwechsels, z. B. Harnstoff und andere).

§ 1. Die anorganischen Verbindungen des Körpers.

1. Das **Wasser** ist der mächtigste Bestandtheil unseres Körpers. Er beträgt etwa 65 % des Körpergewichts des Erwachsenen. Neugeborene haben sogar einen Wassergehalt von über 70 %. Der Wassergehalt der einzelnen Gewebe und Organe beträgt etwa:

Fettgewebe	15 %	Pankreas	78 %
Knochen	50 „	Blut	79 „
Leber	70 „	Lungen	79 „
Haut	70 „	Herz	79 „
Milz	77 „	Nieren	83 „
Muskeln	77 „	Glaskörper	98,7 „
Hirn und Rückenmark	78 „	Cerebrospinalflüssigkeit	99 „
Verdauungskanal	78 „		

Uebrigens kommen im Wassergehalt ein und derselben Gewebsart beträchtliche Schwankungen vor.

Die physiologische Bedeutung des Wassers ist folgende:

1. Es dient als Lösungsmittel und vermittelt als solches physikalische und chemische Processe: die Diffusion, die mechanische Fortbewegung und die chemische Wechselwirkung der gelösten Stoffe.
2. Es ist das Quellungsmittel, das den für die Gewebe eigenthümlichen festweichen Aggregatzustand bedingt.
3. Es dient der Wärmeregulation, indem es durch Verdunsten auf der Lungen- und Körperoberfläche dem Körper Wärme entzieht.
4. Es betheiligt sich an chemischen Processen, z. B. bei der hydrolytischen Spaltung und anderen.

2. **Basen** kommen nicht frei, sondern mit **Säuren** zu Salzen vereinigt vor, da zu ihrer Bindung immer mehr als genügend Säuren vorhanden sind, so dass sogar saure Salze entstehen. Unter gewissen Umständen muss sogar das Vorkommen einer freien Oxysäure, nämlich der Kohlensäure, angenommen werden. **Salzsäure** findet sich in freiem Zustand im Magensaft; sie wird durch die Drüsenzellen der Magenschleimhaut aus dem Chlornatrium frei gemacht.

3. **Salze**, d. h. Verbindungen von Säuren mit Basen, bei denen der Wasserstoff der Säure durch das Metall der Base ersetzt ist, kommen zahlreich im Körper vor.

Sie bleiben beim Verbrennen der Gewebe als **Asche** zurück. Die Asche ist aber nicht mit dem ursprünglichen Salzbestand identisch, da beim Verbrennen von Körpertheilen Substanzen in die

Asche übergehen, die nicht in dieser Form im Organismus waren, sondern in organischer Bindung, z. B. Eisen als Bestandtheil des Hämoglobins, ein Theil der Schwefel- und Phosphorsäure, der von Eiweiss, Lecithin und den Nucleinen stammt. Anderseits werden ursprünglich vorhandene Salze, wie die sauren Carbonate und Phosphate, durch den Process des Veraschens in neutrale Salze umgewandelt. Vielfach können aber die Salze nur durch Veraschen der Gewebe der Untersuchung zugängig gemacht werden, wesshalb die Asche mit ihren Bestandtheilen bei der Besprechung der chemischen Zusammensetzung des Körpers berücksichtigt werden muss.

Der Gesammtaschengehalt des Körpers beträgt nur etwa 5% des Körpergewichts. Von dieser Menge entfallen mehr wie 80% auf die Asche des Skelets, 10% auf die Muskeln. Der Aschengehalt der einzelnen Gewebe unterliegt starken, durch Alter, Geschlecht und Ernährungszustand bedingten Schwankungen; er beträgt annähernd:

Skelet	22,0 %	Herz	1,1 %
Muskeln	1,5 „	Pankreas	1,0 „
Leber	1,3 „	Hirn und Rückenmark .	1,0 „
Milz	1,2 „	Blut	0,9 „
Lungen	1,1 „	Nieren	0,8 „
Verdauungskanal . . .	1,1 „	Haut	0,7 „

Die Asche enthält ausser Eisenoxyd nur Neutralsalze, die aus den Basen Kali, Natron, Kalk, Magnesia und den Säuren Kohlensäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Salzsäure bestehen. Ueber 80% sind davon Phosphate (hauptsächlich Calciumphosphat), der nächst grösste Antheil fällt auf Chloride (Natriumchlorid), dann kommen Carbonate und in geringsten Mengen die Sulfate.

Von der Asche sind in Wasser

löslich: die Salze des Kalium und Natrium,

unlöslich: die Carbonate und Phosphate des Kalk und der Magnesia, das Eisenoxyd und Eisenphosphat.

In den Körpersäften sind die Calcium- und Magnesiumcarbonate und -phosphate als saure, und daher in Wasser lösliche Salze enthalten. Auch die Alkalicarbonate sind in dem Körper als saure Salze (Natriumbicarbonat) enthalten.

Wenn in Wasser zwei oder mehr Salze von verschiedenen Basen und Säuren gelöst sind, so tauschen sie ihre Componenten gegenseitig derartig aus, dass sich jede Base mit jeder Säure verbindet. In der Körperflüssigkeit sind 4 Basen und 4 Säuren enthalten, die nach der Theorie 16 Salze liefern müssten. Da übrigens die zweibasische Schwefelsäure und Kohlensäure mit jeder Base zwei Salze (neutrales und saueres Salz) und die dreibasische Phosphorsäure sogar drei (primäres, secundäres und tertiäres Salz) bilden, so müssen nach der Theorie noch viel mehr Salze entstehen. Die Menge,

in der die einzelnen Salze entstehen, hängt aber ab von der Grösse der chemischen Verwandtschaft (Gesetz der grössten Wärmetönung) und von den absoluten Mengen der in Reaction tretenden Componenten (Gesetz der Massenwirkung); desshalb können von vielen der theoretisch geforderten Salze nur Spuren vorhanden sein, und die Zahl der in Betracht kommenden Salze wird sehr reducirt. Eine gewisse Unsicherheit in der Beurtheilung des Salzgehaltes unseres Körpers bleibt immerhin bestehen, so dass das Vorkommen manchen Salzes nur wahrscheinlich, nicht sicher nachgewiesen ist.

Die wichtigsten Salze des Körpers sind:

1. **Natriumchlorid** (Kochsalz) ist hauptsächlich in den Gewebsflüssigkeiten (zu 0,6 %), weniger in den Zellen enthalten. Es dient zur Lösung gewisser Eiweisskörper (Gobulin) und schafft den osmotischen Druck der Körpersäfte, der dem osmotischen Druck der Zellen das Gleichgewicht hält. Dadurch verhindert es den Eintritt von Wasser in die Zellen. In reinem Wasser sterben alle Gewebszellen unter Quellung rasch ab; bei der Untersuchung lebender Gewebe kommt desshalb die sogenannte physiologische (0,6 %ige) Kochsalzlösung zur Verwendung. Aus Kochsalz wird ferner von der Magenschleimhaut die Salzsäure des Magensaftes gebildet.

2. **Kaliumchlorid** ist in den Zellen die wichtigste Chlorverbindung und dient hier zur Erhaltung des osmotischen Gleichgewichts. In den Körperflüssigkeiten kommt es nur in geringen Mengen und ohne besondere physiologische Bedeutung vor.

3. **Natriumcarbonat** (Soda) ist hauptsächlich in den Gewebssäften enthalten (zu 0,2—0,3 %), es verleiht diesen Säften ihre alkalische Reaction und basische Natur.

4. **Natriumbicarbonat** kommt auch in den Gewebssäften vor; es ist der Träger der bei den Verbrennungsprocessen im Körper entstandenen Kohlensäure (siehe Kapitel III. Chemie der Athmung).

5. **Kaliumphosphat** (wahrscheinlich secundäres) ist ein wichtiger Bestandtheil aller Zellen, in denen es vorwiegend vorkommt. Fraglich ist es, ob das Salz in der Zellflüssigkeit nur gelöst oder an die organisirten Bestandtheile der Zellen gebunden ist.

6. **Neutrales Calciumcarbonat** gehört zu den Salzen der Knochen, bildet ferner die Gehörsteinchen, den Gehirnsand, vielleicht auch die Kristalle der Samenflüssigkeit.

7. **Saueres Calciumcarbonat** kommt in den Gewebsflüssigkeiten gelöst vor. Es giebt Kohlensäure leicht ab und hat daher gerade so, wie Natriumbicarbonat, Bedeutung als Kohlensäureüberträger für den Gaswechsel bei der Athmung.

8. **Neutrales Calciumphosphat** ist der mineralische Hauptbestandtheil des Skelets, von dem es etwa $^1/_5$ des Gewichts ausmacht.

9. **Saueres Calciumphosphat** kommt in den Gewebsflüssigkeiten gelöst vor. Bei der Gerinnung des Blutes soll es sich an der Fibrinbildung betheiligen.

10. **Magnesiumcarbonate und -phosphate** finden sich in den Knochen und auch sonst als Begleiter der Kalksalze, treten aber der Menge nach gegen die Kalksalze zurück. Nur in den Muskeln und in der Thymus übertrifft das Magnesiumphosphat das entsprechende Kalksalz an Menge.

11. In geringen Mengen und wahrscheinlich ohne besondere physiologische Bedeutung kommen schliesslich noch vor: Kaliumcarbonat, secundäres Natriumphosphat, Natriumsulfat, Kaliumsulfat, Magnesiumsulfat, Fluorcalcium (in Knochen und Zahnschmelz).

§ 2. Die organischen kraftliefernden Verbindungen des Körpers.

Ein physiologisches Eintheilungsprincip für die hier aufzuzählenden Stoffe lässt sich zur Zeit noch nicht geben, weil die Rolle jedes einzelnen im Stoffwechsel des Körpers noch zu wenig bekannt ist. Wir sind vorläufig noch auf eine Eintheilung nach vorwiegend chemischen Gesichtspuncten angewiesen.

1. Reine Kohlenwasserstoffe sind nur durch Methan CH_4 vertreten, das im Darm als Fäulnissproduct vorkommt und anscheinend keine physiologische Bedeutung hat.

2. Alkohole.

Cholestearine, auch Cholesterine, sind isomere einwerthige Alkohole von unbekannter Constitution, denen die empirische Formel $C_{26}H_{47}(OH)$ zukommt. Sie kristallisiren in rhombischen Tafeln, sind unlöslich in Wasser, leicht löslich in heissem Alkohol und Aether. Mit conc. Schwefelsäure und wenig Jodlösung angefeuchtet färben sich die Cholestearinkristalle blau, grün und roth. Eine Lösung derselben in Chloroform färbt sich mit conc. Schwefelsäure blutroth. Mit Fettsäuren bilden sie durch Laugen schwer verseifbare Ester. Cholesterine kommen überall im Organismus vor, hauptsächlich in der Gehirn- und Nervensubstanz, ferner in der Galle. Die physiologische Bedeutung der Cholesterine ist unbekannt; ihre Ester (Lanolin) dienen zum Schutz von Haut und Haaren.

Glycerin, $C_3H_5(OH)_3$, findet sich im Darm bei Fettverdauung, kommt aber sonst im Körper nicht frei vor, sondern gebunden in Form seiner Fettsäureester (Fett genannt).

3. Aldehyde sind im Körper durch drei Kohlehydrate vertreten.

Die **Kohlehydrate**
haben ihren Namen daher, weil in ihnen Kohlenstoff und ausserdem Wasserstoff und Sauerstoff im gleichen Verhältniss wie im Wasser vorkommen. Eine Beziehung zur chemischen Constitution dieser Körper hat die Bezeichnung nicht.

Die Kohlehydrate sind Aldehyde (auch Ketone, z. B. Fruchtzucker) sechswerthiger Alkohole oder anhydrische Vereinigungen zweïer oder mehrerer Moleküle solcher Aldehyde. Sie enthalten sechs oder ein ganzes Vielfaches von sechs Atomen Kohlenstoff im Molekül.

Alle Kohlehydrate werden beim trockenen Erhitzen in das eigenthümlich riechende Karamel verwandelt; alle färben sich mit Thymol und conc. Schwefelsäure roth.

Sie werden eingetheilt in:

Monosaccharosen (empirische Formel: $C_6H_{12}O_6$).
Disaccharosen („ „ $C_{12}H_{22}O_{11}$).
Polysaccharosen („ „ $C_6H_{10}O_5$).

Die Mono- und Disaccharosen heissen auch Zucker, sie schmecken mehr oder weniger süss, die Disaccharosen stärker als die Monosaccharosen. Die Zucker sind löslich in Wasser, Alkohol, unlöslich in Aether, sie kristallisiren und diffundiren. Die Polysaccharosen sind in Wasser unlöslich oder geben nur colloidale Lösungen, sie diffundiren nicht und kristallisiren nicht.

Die **Monosaccharosen** (Hexosen, Glycosen) haben die Structurformel:

Aldehydzucker (Aldosen): CH_2 . OH . CHOH . CHOH . CHOH . CHOH . **COH**
Ketonzucker (Ketosen): CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . **CO** . CH_2OH.

Eigenschaften der Monosaccharosen:

a) Sie sind optisch activ [1]), d. h. sie drehen in Lösungen die Ebene des polarisirten Lichtes, und zwar die meisten nach rechts; nur Fruchtzucker dreht nach links (daher Lävulose genannt).

---

[1]) Die optische Activität ist bedingt durch ein in den Zuckern enthaltenes asymmetrisches Kohlenstoffatom, d. i. ein Kohlenstoffatom, dessen 4 Valenzen durch 4 verschiedene Radicale oder Atome gebunden sind.

b) Die Aldehydzucker werden, wie alle Aldehyde, leicht oxydirt, wobei zuerst einbasische, dann zweibasische Säuren entstehen. Die Ketosen werden auch oxydirt, wobei sie zugleich in kohlenstoffärmere Körper zerfallen.

Auf der Oxydirbarkeit der Zucker beruht ihr Nachweis durch die sogenannten Reductionsproben, von denen die wichtigsten sind:

1. Trommer'sche Probe: Zuckerlösung mit Kalilauge und Kupfersulfat versetzt und gekocht giebt einen ziegelrothen Niederschlag dadurch, dass das Kupferoxyd zu unlöslichem rothem Kupferoxydul reducirt wird..

2. Böttcher'sche Probe: Basisch salpetersaures Wismuthoxyd wird mit Zucker in alkalischer Lösung erwärmt zu metallischem Wismuth (schwarzer Niederschlag) reducirt.

3. Mulder'sche Probe: Schwach alkalische Indigolösung mit Zucker erwärmt, wird durch Reduction des Indigo entfärbt.

4. Moore'sche Probe: Mit Alkali gekocht werden die Zucker unter Braunfärbung oxydirt.

c) Die Monosaccharosen verbinden sich, wie Aldehyde und Ketone, in essigsaurer Lösung mit Phenylhydrazin unter Wasseraustritt zu Hydrazonen, die unter Aufnahme eines weiteren Molekül Phenylhydrazin, nochmaliger Wasserausscheidung und Freiwerden von Wasserstoff in Phenylosazone übergehen. Diese sind durch Kristallform und Schmelzpunct wohl characterisirte Verbindungen, die zum Nachweis der Zucker dienen können.

d) Verbindungen der Monosaccharosen:

a) mit Basen heissen Saccharate. Die Bleisaccharate sind in Ammoniak unlöslich und dienen daher zur Fällung der Zucker;

b) mit Alkoholen, Phenolen, Aldehyden, organischen Säuren heissen Glycoside; sie zerfallen leicht durch Kochen mit Säuren oder durch Einwirkung mancher Fermente unter Wasseraufnahme in ihre Componenten.

e) Durch Hefepilze werden fast alle Monosaccharosen (Galactose nicht) in Alkohol und Kohlensäure zerlegt (Alkohol-Gährung), durch Spaltpilze (Bacterium lactis) die meisten (auch Galactose) in Milchsäure (Milchsäuregährung).

Zu den Monosaccharosen gehören: Traubenzucker, Fruchtzucker, Galactose, Mannose. Traubenzucker kommt im Thierkörper vor, die übrigen haben als Nahrungsstoffe Bedeutung.

Der **Traubenzucker** (Glycose im engeren Sinne oder Dextrose) ist der Aldehyd des Sorbits, eines sechswerthigen Alkohols, der in den Vogelbeeren enthalten ist.

Traubenzucker ist optisch rechtsdrehend (daher Dextrose genannt), reducirt, bildet mit Phenylhydrazin das in Büscheln kristallisirende, bei 204° C. schmelzende Phenylglycosazon. Er unterliegt der Alkoholgährung. Bei seiner Oxydation entsteht erst Glyconsäure (1bas.), dann Zuckersäure (2bas.).

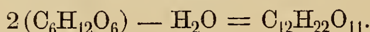
Traubenzucker findet sich in süssen Früchten, im Honig; in spärlichen Mengen kommt er im Blut und der Lymphe vor. Er ist die Form, in der die meisten Kohlenhydrate im Körper durch den Blutkreislauf von einem Ort zum anderen transportirt werden (aus dem Darm in die Leber, von da zu den Geweben, wo die physiologische Verbrennung stattfindet). Pathologisch kommt er, oft sehr reichlich, im Harn vor (Diabetes mellitus).

Glycosamin ($C_6H_{11}O_5NH_2$) ist ein stickstoffhaltiges Derivat des Traubenzuckers, das durch Behandeln mit salpetriger Säure in Traubenzucker übergeht. Es entsteht durch Zersetzung des Chondroitins (eines Bestandtheils des Knorpels) oder des Chitins (Bestandtheil der Arthropodenschalen). Diese Umwandlung deutet darauf hin, dass und wie Kohlehydrate aus Eiweiss entstehen können.

Inosit ($C_6H_{12}O_6$), eine süssschmeckende Substanz, gehört nicht zu den Zuckern, denn er hat eine ringförmig geschlossene Kohlenstoffkette: sechs zu einem Ring gruppirte Gruppen — CHOH —, und ist daher Hexahydrohexaoxybenzol. Inosit ist löslich in Wasser, unlöslich in Alkohol und Aether, optisch inactiv, reducirt nicht, gährt nicht mit Hefe, unterliegt aber der Milchsäuregährung. Er kristallisirt in Prismen, zu Rosetten angeordnet. Mit Salpetersäure, dann mit Ammoniak und Chlorcalcium zur Trockne verdampft, hinterlässt er einen rosenrothen Fleck.

Inosit findet sich in Muskeln, seine physiologische Bedeutung ist unbekannt.

Disaccharosen sind anhydrische Verbindungen zweier Molecüle Monosaccharose gleicher oder ungleicher Art:



$$2(C_6H_{12}O_6) - H_2O = C_{12}H_{22}O_{11}.$$

Hierher gehören:

Rohrzucker = Traubenzucker + Fruchtzucker
Milchzucker (Lactose) = Traubenzucker + Galactose
Malzzucker (Maltose) = Traubenzucker + Traubenzucker.

Durch Kochen mit Säuren, durch manche Fermente werden diese

Zucker unter Wasseraufnahme in ihre Componenten zerlegt. Sie sind optisch rechtsdrehend, reduciren (mit Ausnahme des Rohrzuckers), bilden Phenylosazone. Lactosazon schmilzt bei 200°, Maltosazon bei 208°. Das Osazon des Rohrzuckers ist identisch mit dem des Traubenzuckers. Die Doppelzucker unterliegen nicht direct der Hefegährung.

Rohr- und Malzzucker haben Bedeutung als Nahrungsmittel, der **Milchzucker** auch, doch hat dieser noch besonderes physiologisches Interesse, weil er ein specifisches Product des Thierkörpers ist; er entsteht durch die Secretion der Milchdrüsenzellen. Er kommt nur in Milch vor, schmeckt wenig süss, löst sich etwas schwerer in Wasser als die anderen Zucker. Milchzucker ist optisch rechtsdrehend (spec. Drehungsvermögen 52,5°). Er reducirt; er gährt aber nicht mit Hefe, selbst nach vorheriger Einwirkung von Invertferment, das sonst die Doppelzucker spaltet und der Hefegährung zugängig macht. Dagegen wird er durch Bacterium lactis gespalten (Milchsäuregährung), ferner durch den Kefirpilz, welch letzterer auch eine Alkoholgährung bewirkt. Bei der Oxydation des Milchzuckers entsteht u. a. Schleimsäure, ein Oxydationsproduct der Galactose.

Milchzucker bildet, in den Körper als Nahrung aufgenommen, kein Glycogen.

Polysaccharosen sind anhydrische Vereinigungen vieler Molecüle der einfachen Zucker. Ihre allgemeine Formel ist $[C_6H_{10}O_5]x$, wobei x den noch unbekannten Factor bedeutet, mit dem man die Formel zu multipliciren hat, um die wirkliche Moleculargrösse zu erhalten. Hierher gehören: Vegetabilische Stärke (Amylum), thierische Stärke (Glycogen), Dextrine, Gummi, Cellulose.

Die Polysaccharosen sind theils unlöslich in Wasser (Cellulose), theils quellen sie darin zu klebrigen Flüssigkeiten (Stärke, Gummi), theils sind sie löslich, diffundiren aber nicht und werden durch Alkohol gefällt (Glycogen, Dextrine). Sie sind optisch rechtsdrehend, reduciren nicht (mit Ausnahme einiger Dextrine), geben keine Hefegährung. Kochen mit starken Mineralsäuren, manche Fermente (Diastase, Ptyalin) zerlegen sie in Monosaccharose, hauptsächlich Traubenzucker. Bei der Oxydation giebt Gummi Schleimsäure; Stärke, Glycogen, Dextrine geben Zuckersäure. Mit Jod geben die meisten Polysaccharosen Farbenreactionen: Stärke blau, Glycogen braunroth, Dextrine blau oder roth, Cellulose nach Behandeln mit conc. Schwefelsäure blau.

Von den Polysaccharosen kommt nur Glycogen im Thierkörper vor, von dem es auch allein gebildet wird.

Cellulose ist Grundsubstanz der Holzfasern. Stärke und Dextrine haben Bedeutung als Nahrungsmittel. Gummi hat nur technischen Werth. Ein der Cellulose nahestehendes Kohlehydrat findet sich in den Hüllen der Tunicaten. Ein gummiartiges Kohlehydrat erhält man durch Spaltung gewisser Mucine (thierisches Gummi).

Glycogen findet sich vorwiegend in der Leber und den Muskeln. Es entsteht da in erster Linie durch die anhydrische Vereinigung vieler Molecüle der einfachen Zucker, hauptsächlich der Dextrose, aber auch der Lävulose, nicht aber der Galactose. Auch aus Eiweiss kann Glycogen gebildet werden, die Art dieser Bildung ist noch unbekannt.

Glycogen ist rechtsdrehend, zerfällt beim Kochen mit Säuren nur in Dextrose (die Lävulose muss daher bei der Glycogenbildung in Dextrose umgewandelt werden).

Glycogen löst sich in Wasser mit starker Opalescenz, wird aber schon durch Zusatz von ½ Vol. Alkohol zu 1 Vol. Lösung ausgefällt. Es reducirt nicht, gährt nicht, giebt mit wenig Jodjodkaliumlösung eine braunrothe Färbung, die beim Erhitzen verschwindet. Fermente (Diastase, Ptyalin) spalten es unter Wasseraufnahme und Bildung von Dextrinen als Zwischenproducte in Maltose und Dextrose.

Zweck der Glycogenbildung im Thierkörper ist die Aufspeicherung von Kohlehydraten in einer für die gegebenen Verhältnisse unlöslichen Form (gerade so wie Zucker in der Pflanze als Stärke aufgespeichert wird).

4. Organische Säuren, namentlich solche der Grenzkohlenwasserstoff- oder Fettsäurereihe, kommen im Körper vor in geringer Menge an Alkali zu Seifen gebunden, hauptsächlich aber in der esterartigen Bindung mit Glycerin zu Fetten und mit Glycerinphosphorsäure zu Lecithinen.

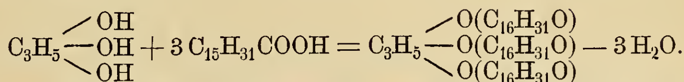
Die **Fette**

sind Fettsäureester des Glycerins. Die wichtigsten Fettsäuren, die sich an dieser Esterbildung betheiligen, sind:

die Palmitinsäure: $C_{15}H_{31}COOH$
die Stearinsäure: $C_{17}H_{35}COOH$
die Oleïnsäure: $C_{17}H_{33}COOH$

(Die Oleïnsäure ist ein Glied einer ungesättigten Kohlenwasserstoffreihe, der Oelsäurereihe, mit doppelter Bindung zweier Kohlenstoffatome.)

Das Glycerin als dreiwerthiger Alkohol kann drei Molecüle Fettsäure binden:



$$C_3H_5\begin{cases}OH\\OH\\OH\end{cases} + 3\,C_{15}H_{31}COOH = C_3H_5\begin{cases}O(C_{16}H_{31}O)\\O(C_{16}H_{31}O)\\O(C_{16}H_{31}O)\end{cases} - 3\,H_2O.$$

Die Glycerinester der Palmitin-, Stearin- und Oleïnsäure heissen Palmitin, Stearin und Oleïn, und die Mischung dieser drei ist das Fett in gewöhnlichem Sinne.

Stearin schmilzt bei 71,5 °, Palmitin bei 62 °, Oleïn bei 0 °. Je nach dem Mischungsverhältniss zwischen Stearin und Palmitin einerseits, Oleïn andererseits sind die natürlichen Fette bei gewöhnlicher Temperatur fest, wie der Talg und die Butter, oder sie sind flüssig und heissen dann Oele.

In geringen Mengen kommen in thierischen Fetten auch noch die Glyceride der Buttersäure ($C_4H_8O_2$), Capronsäure ($C_6H_{12}O_2$), Caprylsäure ($C_8H_{16}O_2$), Caprinsäure ($C_{10}H_{20}O_2$) und Myristinsäure ($C_{14}H_{28}O_2$) vor.

Die Fette sind unlöslich in Wasser und kaltem Alkohol, leicht löslich in heissem Alkohol und in Aether. Stearin und Palmitin erstarren nach dem Schmelzen in Nadeln kristallisirend. Beim Erhitzen, besonders mit Phosphorsäureanhydrid geben die Fette zum Unterschied von freien Fettsäuren das widerlich riechende Acroleïn, ein Zersetzungsproduct des Glycerins. Mit Osmiumsäure färben sich die Fette schwarz. Beim Kochen mit Laugen, besonders leicht in alkoholischer Lösung, ferner unter dem Einfluss mancher Fermente (Steapsin des Pankreassaftes) zerfallen die Fette unter Wasseraufnahme in Glycerin und freie Fettsäure; letztere verbindet sich mit dem vorhandenen Alkali zu fettsauren Salzen, den Seifen (Natronseife: feste Seife; Kaliseife: Schmierseife).

Enthalten die Fette freie Fettsäure, d. h. sind sie ranzig, so werden sie, wenn flüssig oder geschmolzen, mit Wasser und wenig Soda emulgirt, d. h. staubfein vertheilt, so dass eine milchige Flüssigkeit entsteht. Da die Emulgirung an die Anwesenheit von Seifen geknüpft ist, die durch die Bindung der freien Fettsäure an Alkali entstehen, so emulgirt ganz neutrales Fett nicht. Die Emulgirbarkeit der Fette ist von Bedeutung für die Resorption der Nahrungsfette.

Fette kommen fast überall im Körper vor, meist in Zellen abgelagert. Der Fettgehalt der Gewebe unterliegt grossen Schwankungen, denn er ist abhängig vom Ernährungszustand. Im mageren Fleisch findet man z. B. wenig über 1 % Fett, während der Fettgehalt des Fleisches gemästeter Thiere über 30 % betragen kann. Besonders mächtige Fettlager sind: das Unterhautzellgewebe, das

Mesenterium und das Knochenmark (Fettgewebe), die etwa 80 % Fett enthalten.

Die physiologische Bedeutung der Fette ist folgende:

a) Sie dienen bei ihrer physiologischen Verbrennung als Wärme- und Kraftquelle.

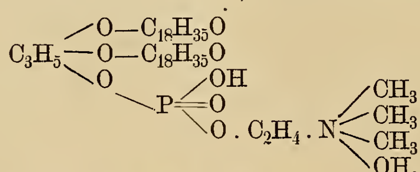
b) Als schlechte Wärmeleiter schützen sie im Panniculus adiposus den Körper vor starker Abkühlung.

c) Sie dienen als Schutzhüllen und Widerlager für empfindliche Organe (Augen, Nieren).

Cholesterin bildet mit Fettsäure auch Ester, die in geringen Mengen überall im Körper vorkommen, deren physiologische Bedeutung aber noch nicht erkannt ist. Sie sind schwer verseifbar, werden fast nicht ranzig, wesshalb sie sich als Haut- und Haarfett (Lanolin) besonders eignen.

Lecithine sind esterartige Verbindungen der Glycerinphosphorsäure mit zwei Fettsäureradicalen einerseits, und einer Ammoniumbase, dem Cholin, anderseits. Cholin ist Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd. Aus dem Cholin entsteht durch Reduction das Neurin, durch Oxydation das Muscarin. Neurin und Muscarin sind giftig, Cholin nicht.

Das meist vorkommende Lecithin, das Stearinsäurelecithin, hat die Formel:



Distearylglycerinphosphorsaures Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd.

Lecithin ist unlöslich in Wasser, quillt aber darin zu den sogenannten Myelinfiguren auf; es ist löslich in Alkohol und Aether; es hat wachsartige Consistenz und zeigt nur bei sehr niedriger Temperatur undeutliche Kristallisation. Mit Säuren und Alkalien gekocht wird es zerlegt in Fett- und Phosphorsäure und Cholin.

Lecithin ist, vielleicht theilweise an Eiweiss gebunden, Bestandtheil aller thierischen Zellen. In grösseren Mengen kommt es im Gehirn, Rückenmark und Vogeleidotter vor.

Protagon, ein phosphor- und stickstoffhaltiger Körper unbekannter Constitution, Bestandtheil der Nerven, liefert ähnliche Zersetzungsproducte, wie Lecithin. Es lässt sich mit 85%igem, 45° warmem Alkohol aus Gehirnmasse extrahiren und fällt bei Abkühlen auf 0° kristallinisch aus. Es quillt in Wasser zu opalescirender Lösung auf, ist löslich nur in warmem Alkohol oder in Aether. Bei 50° C. zerfällt es unter Abspaltung der phosphorfreien, glycosidartigen Cerebrine: Cerebrin, Homocerebrin, Encephalin.

Die Cerebrine geben beim Kochen mit verd. Schwefelsäure Galactose und ein Fett: Cetylid genannt.

Dem Protagon verwandt scheint das in der Leber und anderen Organen gefundene, glycosidartige und phosphorhaltige Jecorin zu sein.

Die physiologische Bedeutung dieser Substanzen ist unbekannt.

Zu den fettartigen Körpern gehören auch noch einige als Pigmente im Körper abgelagerte Farbstoffe, die Chromophane oder Lipochrome genannt werden.

5. Ammoniakderivate organischer Säuren: Amidosäuren, Säureamide, -imide und -nitrile kommen, soweit bisher bekannt, nur unter den Zwischen- und Endproducten des Stoffwechsels vor. Vielleicht gehören aber auch zu den Amidosäuren die Eiweisskörper, deren chemische Constitution, soweit sie aufgeklärt ist, der der Amidosäuren am nächsten zu stehen scheint.

Die **Eiweissstoffe.**

Der Begriff der Eiweissstoffe wird hier im weitesten Sinne gefasst, es werden auch die eiweissähnlichen Körper (Albuminoide) eingerechnet, die von manchen Autoren nicht für eigentliche Eiweisskörper gehalten werden.

a) Zusammensetzung der Eiweissstoffe.

Die Eiweissstoffe enthalten alle: Kohlenstoff 50—55 %, Wasserstoff 6,5—7,3 %, Stickstoff 15—17 %, Sauerstoff 19—24 %, Schwefel 0,3—2,4 %.

Ausserdem kommen noch Phosphor, Eisen, Calcium, Magnesium, Kalium und Natrium vor, ohne aber nothwendige Bestandtheile der Eiweissstoffe zu sein, denn sie sind für sich allein oder mit anderen Elementen an das schon vollständige Eiweissmolecül gebunden.

Fast allen Eiweisskörpern kommt ein geringer Gehalt an Mineralbestandtheilen zu, die beim Verbrennen als Asche zurückbleiben. Diese sind keine Verunreinigungen, sondern an die Eiweisskörper chemisch gebunden.

Ueber die chemische Constitution, Moleculargewicht, empirische Formel des Eiweiss ist noch wenig Genaues bekannt. So viel steht aber fest, dass das Eiweissmolecül sehr gross ist.

Die zuverlässigsten Angaben hierüber betreffen das kristallisirte Pferdeserumalbumin, das ein Moleculargewicht von 17070 und die empirische Formel $C_{755}H_{1215}N_{195}S_{10}O_{235}$ haben dürfte. Diese Zahl ist berechnet aus dem Schwefelgehalt. Der Schwefel findet sich in den meisten Eiweisskörpern in zwei Formen:

1. leicht abspaltbar durch heisse Kalilauge, mit Bleiacetat Schwefelblei bildend: reducirter Schwefel;
2. fest in das Eiweissmolecül eingefügt, nur nach Zerstörung desselben als Schwefelsäure nachweisbar: oxydirter Schwefel.

Solche Eiweisse müssen also mindestens zwei Atome Schwefel haben.

Im Serumalbumin ist das Mengenverhältniss des fest zum locker gebundenen Schwefels 2 : 3, das Molecül enthält also mindestens 5 Schwefelatome. Diese Zahl ist zu verdoppeln, weil das Serumalbumin in wenigstens 7 schwefelhaltige Verdauungsproducte zerfällt, von denen 3 den Schwefel auch in beiden Formen enthalten. Bei 10 Atomen Schwefel im Molecül führt die Berechnung aus der elementaren Zusammensetzung [C: 53,08 %; H: 7,12 %; N: 15,93 %; S: 1,875 %; O: 21,995 %] zu obiger Formel.

Für das Eieralbumin wurde durch die Gefrierpunctsmethode das Moleculargewicht zu 15000 bestimmt.

b) Zersetzungsproducte des Eiweiss.

Kochende Laugen oder Säuren bilden aus Eiweiss Ammoniak und Amidosäuren, vorwiegend Tyrosin [1]), Leucin [2]), Asparaginsäure [3]).

Weil hierbei der Stickstoff theils in Ammoniak, theils in Amidosäure auftritt, ist behauptet worden, dass auch der Stickstoff im Eiweiss in verschiedener Form gebunden sei. Da aber der Stickstoff in den Zersetzungsproducten doch als Ammoniakrest gebunden ist, so dürfte er grösstentheils auch im unzersetzten Eiweiss in der Ammoniakconfiguration enthalten sein, und zwar in amido- oder diamidosäureartiger Atomverkettung. Für letzteres spricht die Angabe, dass aus Eiweiss durch siedende Salzsäure Diamidoessigsäure und Lysin d. i. eine Diamidocapronsäure entstehen soll. Weitere Producte der Eiweisszersetzung durch siedende Salzsäure sind Amidoglutarsäure und das dem Kreatin (siehe S. 42) anscheinend homologe Lysatin, $C_6H_{13}N_3O_2$. Das Lysatin bezw. sein Anhydrid, das Lysatinin, ist von Interesse, weil es ein Stickstoffatom als Imid (=C=NH) enthält, was auch auf eine Imidbindung des Stickstoffs im Eiweiss hinweist, und weil es mit siedendem Barytwasser Harnstoff liefert, zum Beweis, dass auch Harnstoff durch einfache Spaltung aus Eiweiss entstehen kann.

Schmelzendes Kalihydrat zerlegt die Eiweissstoffe in Ammoniak, Kohlensäure, Essigsäure, Oxalsäure, Phenol, Indol, Skatol. Aehnliche Zersetzung erleidet das Eiweiss bei der Fäulniss.

Bei der Fäulniss entstehen aber auch Producte, die nicht als einfache Spaltungsproducte des Eiweiss, sondern als Stoffwechselproducte der die Fäulniss bedingenden Bacterien aufgefasst werden müssen, Ptomaïne heissen, und theilweise sehr giftig sind.

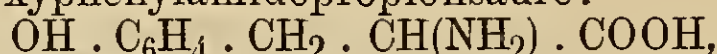
Kalipermanganat oxydirt die Eiweissstoffe zu Oxyprotsulfosäure, die noch den Eiweisscharacter hat, aber mehr Sauerstoff und den Schwefel ganz in oxydirter Form enthält.

Die Zersetzungsproducte der Eiweisskörper lassen die Vermuthung zu, dass das Eiweiss ein anhydrisches Condensationsproduct verschiedener, zum Theil aromatischer Amidosäuren sei. Die Eiweisskörper verbinden sich auch ähnlich den Amidosäuren mit Basen und Säuren salzartig. Der Amidosäurecharacter kommt aber nicht allen Eiweissstoffen in gleichem Maasse zu, am stärksten den Verdauungsproducten. Das Eiweiss enthält Oxyphenylgruppen (wie das Tyrosin), da es die hierfür characteristische Millon'sche Reaction giebt.

Da die Zahl der Kohlenstoffaffinitäten im Eiweiss nach Abzug der zu einfacher gegenseitiger Bindung nöthigen Kohlenstoffatome grösser ist, als die Zahl der disponiblen Affinitäten aller anderen Elemente, so müssen

---

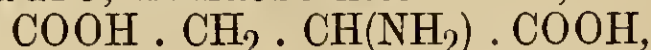
[1]) Tyrosin, Oxyphenylamidopropionsäure:


$OH . C_6H_4 . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$,

kristallisirt in rosettenförmigen Kristallaggregaten, färbt sich mit Millon's Reagenz roth.

[2]) Leucin, Amidocapronsäure, $C_4H_9 . CH(NH_2) . COOH$, kristallisirt in radiär gestreiften Kugeln (Leucinkugeln).

[3]) Asparaginsäure, Amidobernsteinsäure,


$COOH . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$,

ist als Amid (Asparagin) in Pflanzen viel verbreitet.

Diese drei Amidosäuren sind optisch activ und zwar linksdrehend.

manche Kohlenstoffatome doppelt gebunden, somit die Eiweissstoffe ungesättigte Verbindungen sein. Ungesättigte Verbindungen addiren aber direct Halogene, wenn die doppelte Bindung in offenen Kohlenstoffketten vorkommt, nicht aber bei geschlossener Kette, wie im Benzolring. Die Eiweisskörper addiren nicht direct Halogene, haben demnach doppelte Kohlenstoffbindung nur in Benzolringen.

c) Physikalische Eigenschaften der Eiweisskörper.

Die Eiweisskörper sind meist löslich in Wasser oder verdünnten Salzlösungen, unlöslich in Alkohol und Aether.

Sie sind optisch activ und zwar linksdrehend.

Sie diffundiren (mit Ausnahme der Peptone) schwer oder gar nicht durch thierische oder pflanzliche Membrane.

Sie sind kristallisirbar, wenn auch schwierig. Kristalle sind bisher erhalten worden von Hämoglobin, Vitellin, Eier- und Serumalbumin, vielen Pflanzeneiweissstoffen.

Die Thatsache, dass die kristallisirbaren Eiweissstoffe nicht diffundiren, widerspricht der alten (übrigens schon durch andere Thatsachen unhaltbar gewordenen) Unterscheidung von Kristalloid- und Colloidsubstanzen. Das Eiweiss diffundirt lediglich desshalb nicht, weil seine Molecüle für die Poren der Membranen zu gross sind.

d) Reactionen der Eiweissstoffe.

A. Fällungsreactionen der Eiweissstoffe.

1. Durch Erhitzen gehen viele Eiweisskörper in unlösliche Modificationen über, sie coaguliren.

Die Coagulationstemperaturen liegen zwischen 50—80°. Die Höhe derselben ist nicht nur abhängig von der Natur der Eiweisskörper, sondern auch von der Concentration, dem Salzgehalt und der Reaction der Lösung. Bei stark saurer oder alkalischer Reaction tritt die Coagulation überhaupt nicht ein.

Die Coagulation bewirkt keine wesentliche Veränderung der Natur der Eiweisskörper; wahrscheinlich handelt es sich dabei nur um anhydrische Condensation oder Polymerisation. Coagulirtes Eiweiss aber hat weniger Asche als nicht coagulirtes. Durch die Coagulation wird also ein Theil der an das Eiweiss gebundenen Mineralbestandtheile abgespalten.

2. Durch Alkohol werden viele Eiweissstoffe gefällt. Bei längerer Einwirkung des Alkohols geht das gefällte Eiweiss in coagulirten Zustand über.

3. Fällung durch Aussalzen. Fast alle Eiweissstoffe werden beim Sättigen ihrer Lösungen durch Neutralsalze (Kochsalz, Sulfate des Magnesiums, Natriums und besonders des Ammoniums) gefällt. Saure Reaction begünstigt diese Fällung.

Das Aussalzen beruht in erster Linie darauf, dass die Salze dem Eiweiss das Lösungsmittel entziehen, doch ist die Mitbetheiligung chemischer

Processe nicht ausgeschlossen. Zum Beispiel bei Anwendung von Ammoniumsulfat wird Ammoniak frei, während sich die Schwefelsäure mit den gefällten Eiweisskörpern verbindet, was zuletzt zu einer Spaltung derselben führt.

Mittelst Aussalzen kann man Eiweiss zur Kristallisation bringen. Eiweiss lässt sich nicht wie andere Substanzen durch einfaches Abdunsten des Lösungsmittels kristallisiren, weil in dem Maasse, als dieses verdunstet, das Eiweiss sich ausscheidet und an der Flüssigkeitsoberfläche eine feste Haut bildet. Die Lösung erlangt desshalb nicht die zur Kristallisation nöthige Uebersättigung. Beim Aussalzen lässt sich dies erreichen, wenn man allmählich, sei es durch Abdunsten, sei es durch vorsichtigen Zusatz, den Salzgehalt steigert. Schwefelsaures Ammonium und Natrium sind die hierzu geeigneten Salze.

4. Eiweiss wird durch concentrirte Mineralsäuren, besonders Salpetersäure (Heller'sche Probe), gefällt. Metaphosphorsäure fällt leicht, Orthophosphorsäure schwer.

5. Eiweiss wird gefällt durch Schwermetallsalze: Kupfersulfat, Eisenchlorid, neutrales und basisches Bleiacetat, Platinchlorid, Sublimat in salzsaurer Lösung, wobei die Schwermetalle mit Eiweiss als schwacher Säure eine in Wasser unlösliche Verbindung bilden.

6. Eiweiss wird gefällt durch einige schwache organische Säuren oder deren Salze in essigsaurer Lösung: Ferrocyanwasserstoffsäure, Ferrocyankalium und Essigsäure, Gerbsäure, Pikrinsäure, Trichloressigsäure. Hier werden auch wasserunlösliche Verbindungen gebildet, nur scheint dem Eiweiss dabei die Rolle einer Base zuzukommen.

7. Phosphorwolframsäure, Phosphormolybdänsäure, Jodquecksilber-Jodkalium bei Gegenwart von freier Salzsäure fällen Eiweiss.

B. Farbenreactionen der Eiweissstoffe.

1. Xanthoproteinreaction. Mit starker Salpetersäure gekocht, färbt sich Eiweiss hellgelb, nach Uebersättigen mit Ammoniak dunkelgelb.

2. Millon'sche Reaction. Salpetrigsäurehaltige Mercurinitratlösung färbt Eiweiss beim Kochen roth nach vorheriger Fällung. Die Färbung beruht auf den Oxyphenylgruppen im Eiweiss (wie beim Tyrosin).

3. Biuretreaction. Mit Natronlauge und verdünnter Kupfersulfatlösung färbt sich Eiweisslösung violett oder rosaroth. Biuret, ein Harnstoffderivat, giebt dieselbe Reaction.

4. Adamkiewicz'sche Reaction. In Eisessig gelöst, giebt Eiweiss nach Zusatz von viel conc. Schwefelsäure roth-violette Färbung.

e) Physiologische Bedeutung der Eiweissstoffe.

Die Eiweissstoffe sind die wichtigsten Bestandtheile unseres

Körpers, da aus ihnen alle Gewebe und Organe aufgebaut sind. Desshalb werden sie auch Proteïnstoffe (von πρωτεύω) genannt. Sie bilden die chemische und physikalische Grundlage der lebendigen Substanz und kommen im Körper theils gelöst, z. B. in Gewebsflüssigkeiten und Zellsäften, theils fest (mehr weniger gequollen), zu Zellen und Geweben organisirt, vor.

Die Eiweissstoffe (Albuminoïde inbegriffen) betragen ungefähr ein Sechstel des Körpergewichts. Etwa die Hälfte der Eiweissstoffe des Körpers entfällt auf die Muskulatur, die rund 20 % Eiweiss enthält. Denselben Eiweissgehalt haben Leber, Milz, Blut. Verhältnissmässig wenig Eiweiss, nur etwa 8 %, haben Nerven, Gehirn und Rückenmark. Die Knochen enthalten 14 % (meist Collagen), die Haut 24 % (auch meist Collagen); das Fettgewebe enthält nur wenig (kaum 3 %) Eiweiss.

f) Eintheilung der Eiweissstoffe.

Die Eiweissstoffe werden eingetheilt in:

1. Proteïne, 2. Proteïde, 3. Proteosen, 4. Albuminoïde.

I. Proteïne

sind die Eiweissstoffe in engerem Sinne (genuine Eiweissstoffe), wie sie z. B. das Weisse des Hühnerei enthält, von dem der Name Eiweiss herrührt.

Sie lösen sich in Wasser oder verdünnten Salzlösungen, sind optisch linksdrehend und geben alle Fällungs- und Farbenreactionen.

Hierher gehören: die **Albumine** und die **Globuline.**

Die Albumine enthalten mehr Schwefel, geben eine schwächere Xanthoproteïnreaction als die Globuline.

Die Albumine sind löslich in Wasser, die meisten Globuline nur in verdünnten Salzlösungen. Die Globuline werden durch halbe Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat oder ganze Sättigung mit Magnesiumsulfat gefällt, die Albumine nicht. Die Globuline werden ferner im Gegensatz zu den Albuminen durch sehr verdünnte Säuren, selbst durch Einleiten von Kohlensäure in ihre Lösung gefällt.

Zu den Albuminen gehören: Serumalbumin, Eieralbumin, Lactalbumin, Muskelalbumin. Diese Albumine unterscheiden sich nur durch Coagulationstemperatur und specifisches Drehungsvermögen von einander.

Zu den Globulinen gehören: Serumglobulin, Eierglobulin, Fibrinogen, Myosinogen. Aus Fibrinogen, einem Bestandtheil des Blutplasmas, entsteht durch Einwirkung des Fibrinferments das unlösliche

Fibrin. Myosinogen, ein Bestandtheil der Muskeln, gerinnt bei der Todtenstarre zu Myosin. Globulinähnliche Eiweissstoffe sind auch die Vitelline (im Eidotter).

Mit Säuren und Alkalien verbinden sich die Proteïne zu **Syntonin** (Acidalbumin) und **Alkalialbuminat.** Diese coaguliren nicht mehr beim Kochen und werden durch Neutralisation ihrer Lösungen gefällt.

Syntonin, Alkalialbuminat und coagulirtes Eiweiss werden auch im Gegensatz zum genuinen oder nativen Eiweiss als denaturirtes Eiweiss bezeichnet.

Die Proteïne unseres Körpers sind vorwiegend im Blut, der Lymphe und den serösen Flüssigkeiten gelöst enthalten und bilden da das Material, aus dem die Gewebe das verbrauchte Eiweiss ergänzen. Zu dem Zwecke circuliren diese Eiweisskörper mit dem Blut und der Lymphe fortwährend durch den Körper und werden daher circulirendes Eiweiss genannt, im Gegensatz zum festgelegten Organeiweiss, oder auch als todtes im Gegensatz zum lebendigen Eiweiss der Gewebe.

Der Begriff „lebendes Eiweiss" verdankt seine Entstehung der Vorstellung, dass dem Eiweiss der lebendigen Substanz wegen seiner eigenartigen Reactionsfähigkeit andere chemische Eigenschaften, sogar eine andere chemische Constitution zukommen müsse, als dem nicht organisirten Eiweiss. Dass ein solcher Unterschied besteht, ist nicht zu bezweifeln, worin er aber besteht, ist unbekannt.

In neuester Zeit sind auch bei den Gewebsflüssigkeiten, namentlich dem Blutserum, Erscheinungen beobachtet und auf Eigenschaften der Eiweisskörper zurückgeführt worden, die sich auch nicht aus den uns bekannten chemischen und physikalischen Eigenschaften der todten Proteïne erklären lassen und daher für eine Art einfachster Lebensäusserungen aufgefasst werden. Es ist das die immunisirende, bactericide Wirkung der Serumeiweissstoffe auf pathogene Microorganismen.

II. Proteïde

sind Verbindungen von Proteïnen mit meist complicirt zusammengesetzten Stoffen. Sie geben die allgemeinen Eiweissreactionen ausser der Hitzecoagulation. Durch Alkohol werden sie gefällt und bei längerer Einwirkung coagulirt. Sie fallen meist schon beim schwachen Ansäuern ihrer Lösungen aus, sind aber leicht löslich in verdünnten Alkalien.

Obgleich die Gruppe der Proteïde unter sich sehr verschiedene Körper umfasst, so haben sie doch alle das Gemeinsame, dass sie alle organisirt in den Gewebszellen vorkommen, oder doch mindestens aus zerfallendem Protoplasma hervorgehen. Für manche ist characteristisch ihr Phosphorgehalt.

Zu den Proteïden gehören:

1. Verbindungen der Proteïne mit Farbstoffen.

Hämoglobin, der wesentlichste Bestandtheil der rothen Blutkörperchen, besteht aus einem Eiweisskörper, Globin genannt, und einem eisenhaltigen organischen Farbstoff, dem Hämatin.

Vom Menschenhämoglobin giebt es noch keine zuverlässige Analyse; Hundehämoglobin hat die elementare Zusammensetzung C 54,57 %, H 7,22 %, N 16,38 %, O 20,93 %, S 0,568 %, Fe 0,336 %. Bei Annahme von einem Atom Eisen im Molecül ergiebt sich daraus die empirische Formel $C_{636}H_{1025}N_{164}O_{181}S_3Fe$.

Hämoglobin ist in Wasser löslich und kristallisirt unmittelbar aus seinen wässerigen Lösungen in rothen doppeltbrechenden Prismen und Nadeln. Hämoglobinlösungen absorbiren in characteristischer Weise Licht aus dem gelbgrünen Theile des Sonnenspectrums, was besonders zum Nachweis des Blutfarbstoffes dient.

Beim Erhitzen wird Hämoglobin unter Zersetzung coagulirt. Es giebt die meisten Eiweissreactionen, beim Kochen mit Laugen und Bleiacetat aber kein Schwefelblei.

Mit Sauerstoff, Kohlenoxyd und Stickoxyd bildet das Hämoglobin mehr oder weniger leicht dissociirbare Verbindungen, von denen die mit Sauerstoff, Oxyhämoglobin genannt, die physiologisch wichtigste ist.

Oxyhämoglobin enthält auf 1 Molecül Hämoglobin 1 Molecül Sauerstoff oder auf ein Atom Eisen 2 Atome Sauerstoff. Der Sauerstoff ist nur locker gebunden, schon bei Körpertemperatur zerfällt Oxyhämoglobin wieder in Hämoglobin (auch reducirtes Hämoglobin genannt) und freien Sauerstoff. Auch durch faulende Substanzen, durch Schwefelammonium wird Oxyhämoglobin reducirt.

Oxyhämoglobin hat zwei Absorptionsstreifen im Gelbgrün des Spectrums, reducirtes Hämoglobin nur einen breiten Streifen auch im Gelbgrün.

Methämoglobin ist eine festere Verbindung von Hämoglobin mit Sauerstoff. Es entsteht durch Zusatz von Ferricyankalium zu Oxyhämoglobinlösung, durch Schwefelammonium wird es zu Hämoglobin reducirt. Es hat vier Absorptionsstreifen, darunter einen besonders characteristischen im Roth.

Die Verbindungen des Hämoglobins mit Kohlenoxyd und Stickoxyd haben nur Interesse, weil deren Entstehen häufig Ursache von Todesfällen ist. Das gilt besonders von Kohlenoxydhämoglobin. Kohlenoxyd hat grössere Verwandtschaft zum Hämoglobin als der Sauerstoff, es entzieht desshalb dem Sauerstoff das Hämoglobin und verhindert so die Bildung des zum Leben unentbehrlichen Oxyhämoglobins. Kohlenoxydhämoglobin ist in Lösung kirschroth, hat ein ähnliches Spectrum, wie das Oxyhämoglobin, dessen beide Absorptionsstreifen aber auf Zusatz von Schwefelammonium nicht in den Streifen des reducirten Hämoglobins übergehen, wie beim Oxyhämoglobin. Mit starker Natronlauge oder mit Ferrocyankalium und Essigsäure giebt Kohlenoxydhämoglobin einen hellrothen Niederschlag.

Hämoglobin wird durch Säuren und Alkalien zerlegt in seine Componenten Globin (96 %) und Hämatin (4 %).

Globin ist ein globulinartiger Eiweisskörper, der alle Eigenschaften eines Proteïns zeigt, aber keinen locker gebundenen Schwefel besitzt.

Hämatin hat die empirische Formel $C_{32}H_{32}N_4O_4Fe$. Es ist unlöslich in Wasser, löslich in verdünnten Säuren und Alkalien, auch in schwefelsäure- oder ammoniakhaltigem Alkohol. Die saure braunrothe Hämatinlösung hat 4 Absorptionsstreifen (wie das Methämoglobin), die alkalische carminrothe dagegen nur einen im Orange. Durch Schwefelammonium wird das Hämatin zu Hämochromogen reducirt, das zwei Absorptionsstreifen im Grün hat. Hämatin entspricht dem Oxyhämoglobin, Hämochromogen dem reducirten Hämoglobin.

Wird Hämatin mit wenig Kochsalz und Eisessig gekocht, so entstehen beim Abkühlen und Verdunsten des Eisessigs braune Kristalle, die sog. Teichmann'schen Häminkristalle. Hämin ist salzsaures Hämatin. Diese Reaction wird zum Nachweis von Blut benutzt. Die Reaction gelingt noch besser, wenn man statt Kochsalz Jodkali verwendet, wobei Kristalle von jodwasserstoffsaurem Hämatin entstehen.

Unter Einwirkung starker Schwefelsäure verliert das Hämatin sein Eisen und es entsteht Hämatoporphyrin. Dieses ist ein rother Farbstoff mit einem schmalen Absorptionsstreifen im Orange und einem breiten im Gelbgrün des Spectrums.

Die physiologische Bedeutung des Hämoglobins siehe Kapitel II und III: Blut und Chemismus der Athmung.

Hämatoïdin ist ein in orangefarbigen rhombischen Tafeln kristallisirender Farbstoff, der sich in alten Blutextravasaten aus Blutfarbstoff bildet und der mit dem Gallenfarbstoff Bilirubin identisch sein soll.

Melanine, schwarze Pigmente des Körpers, sollen auch Derivate des Hämoglobins sein.

2. Verbindungen von Eiweiss mit Kohlehydraten. Glycoproteïde. Hierher gehören die

Mucine, Schleimstoffe, Bestandtheile der Secrete von Schleimdrüsen und Schleimhautepithelzellen, sowie der Sehnen und der Nabelschnur, sind in reinem Wasser unlöslich, geben aber in Folge ihrer sauren Eigenschaften mit wenig Alkali neutrale fadenziehende Lösungen. Sie gerinnen nicht beim Kochen, werden durch Säuren aus salzarmen Lösungen vollständig gefällt, ebenso durch Alkohol und die meisten Eiweissfällungsmittel (nicht durch Salpetersäure, sowie Essigsäure und Ferrocyankalium). Sie zeigen alle Farbenreactionen der Eiweissstoffe. Beim Kochen mit Säuren werden sie in Eiweiss und eine Polysaccharose, das thierische Gummi gespalten. Sie dienen dazu, die Schleimhäute schlüpfrig zu machen und vor mechanischen und chemischen Insulten zu schützen.

3. Verbindungen von Eiweiss mit eiweissartigen Substanzen sind die

Nucleoproteïde, gewöhnlich **Nucleoalbumine** genannt. Sie finden sich in den Zellen als Bestandtheile sowohl des Kerns, als des Protoplasma; aus ihnen besteht das Chromatin des Kerns und wahrscheinlich auch die färbbaren Structurelemente des Protoplasma. Sie sind unlöslich in Wasser, löslich in verdünnten Alkalien, mit denen sie wegen ihrer stark sauren Eigenschaften neutrale Verbindungen bilden. Sie werden gefällt durch Säuren und in gefälltem Zustand durch Hitze coagulirt; sie geben ferner die meisten anderen Eiweissreactionen. Wegen ihrer leichten Zersetzlichkeit sind sie schwer darzustellen.

Characteristisch für die Nucleoalbumine ist der Gehalt an Phosphor (bis zu 7 %), der an die eine Componente des Nucleoalbumin, das **Nucleïn,** gebunden ist. Nucleïn, so genannt, weil es zuerst aus den Kernen von Fischblutkörperchen gewonnen wurde, ist eine eiweissartige Verbindung, die den Phosphor, als Phosphorsäure, direct (Paranucleïn), oder durch Vermittlung der Xanthin- oder Nucleïnbasen gebunden enthält. Es giebt demnach mehrere Nucleïne, die für sich wieder zusammengesetzte Eiweisskörper sind, und desshalb auch zu den Proteïden gezählt werden. Sie kommen als solche oder als Nucleoalbumine im Thierkörper vor. Durch Kochen mit verdünnten Säuren oder Alkalien werden die Nucleïne von den Nucleoalbuminen abgespalten und bei längerem Einwirken dieser Reagentien zerfallen sie selbst in Eiweiss, Phosphorsäure und eventuell die Xanthinbasen (Xanthin, Guanin, Adenin, Hypoxanthin, d. s. Verbindungen, die in naher Beziehung zur Harnsäure stehen).

Einige Nucleoalbumine enthalten auch Eisen, z. B. das im Eigelb vorkommende Hämatogen, so genannt, weil aus ihm Hämoglobin entstehen soll.

Das am besten bekannte Nucleoalbumin ist das

Caseïn, der Käsestoff der Milch. Es wird bei der Milchsecretion von den Milchdrüsenzellen gebildet. Es ist unlöslich in Wasser, bildet lösliche Verbindungen mit Alkalien und alkalischen Erden, liefert bei Spaltung mit Säuren Paranucleïn. Caseïn gerinnt beim Kochen nicht, wird aber gefällt durch schwache Säuren. Durch Einwirkung eines Ferments, des Labferments, wird aus ihm Paracaseïn abgespalten, das ist ein Eiweisskörper, der mit Kalksalzen eine unlösliche Verbindung, den Käse, bildet. Nach neueren Angaben soll das Caseïn wohl ein Proteïd, aber kein Nucleoproteïd sein.

III. Proteosen.

Die Proteosen sind Spaltungsproducte der Proteïne und Proteïde, die bei der Verdauung oder durch Einwirkung verdünnter Säuren entstehen und in ihrer elementaren Zusammensetzung sowohl unter sich, als auch von dem Eiweiss, aus dem sie entstehen, nur wenig verschieden sind. Ihre Bildung beruht nicht auf tiefgreifenden chemischen Aenderungen des Eiweiss, sondern nur auf Spaltung eines grossen Molecüls in viele gleichartige kleine unter Wasseraufnahme. Nur im Schwefelgehalt unterscheiden sich die Proteosen sowohl von einander, als auch von ihren Muttersubstanzen.

Die Spaltung des Eiweiss erfolgt unter Bildung von Zwischenproducten. Die Zwischenproducte werden Albumosen, die Endproducte der Spaltung Peptone genannt. Die Albumosen werden je nach ihrer Herkunft auch Fibrinosen, Globulosen, Vitellosen, Caseosen und Myosinosen genannt.

Sämmtliche Proteosen (Albumosen und Peptone) sind mit einer Ausnahme (Heteroalbumose) leicht löslich in Wasser und zum Theil (Pepton und auch einige Albumosen) auch diffusibel. Sie werden beim Erhitzen nicht coagulirt, durch Alkohol zwar gefällt, aber nicht coagulirt. Sie drehen alle die Polarisationsebene nach links; das Drehungsvermögen aller von einem Eiweisskörper stammenden Proteosen zusammen ist grösser als das des unverdauten Eiweiss bei den Producten der Pepsinverdauung, kleiner bei denen der Pankreasverdauung. Die Proteosen geben alle Eiweissfarbenreactionen, nicht aber alle Fällungsreactionen.

Die Proteosen verhalten sich gegen Mineralsäuren und Basen, wie Amidosäuren: Die Säuren addiren sich einfach (an die Amidogruppen), die Metalle der Basen substituiren den Wasserstoff von Carboxylgruppen.

Die Proteosen reagiren, wie natives Eiweiss, neutral, weil die sauren Carboxyle und die basischen Ammoniakreste durch innere Bindung sich gegenseitig neutralisiren. Durch Mineralsäuren wird die Bindung gelöst, die stärkere Mineralsäure verdrängt das Carboxyl aus dem Ammoniakrest, die Verbindung reagirt wegen der frei gewordenen Carboxylgruppe sauer. Verbindet sich Alkali mit den Proteosen, so wird der Ammoniakrest frei, die Verbindung reagirt alkalisch. Das Bindungsvermögen der Proteosen für Säuren und Alkalien ist um so grösser, je weiter die Spaltung des Eiweiss gegangen ist; es ist am grössten beim Pepton und zwar vielmal grösser als beim genuinen Eiweiss.

Die Albumosen unterscheiden sich von den Peptonen, abgesehen von Moleculargrösse und Schwefelgehalt, durch ihr Verhalten beim Aussalzen: Albumosen werden durch Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat gefällt, Peptone nicht.

Die **Albumosen** werden eingetheilt in primäre und secundäre Albumosen.

Die primären Albumosen (Protalbumose und Heteroalbumose) werden durch Sättigung mit Kochsalz aus neutraler, die secundären (Deuteroalbumose) aber nur aus saurer Lösung oder gar nicht gefällt. Auch anderen Fällungsmitteln gegenüber verhalten sich die secundären Albumosen schwieriger, als die primären: so werden sie durch Salpetersäure oder 2%ige Kupfersulfatlösung nicht mehr, durch Ferrocyankalium und Essigsäure nur langsam und unvollkommen gefällt. Von den aus kristallisirtem Serumalbumin gewonnenen Albumosen haben die primären mehr fest gebundenen, die secundären mehr locker gebundenen Schwefel.

Man will mittelst der Gefrierpunctmethode gefunden haben, dass die Deuteroalbumosen ein grösseres Moleculargewicht haben, als die Protalbumose. Demnach dürften die Deuteroalbumosen nicht als Spaltungsproduct der Protalbumose anzusehen sein.

Die Peptone werden von keinem Eiweissfällungsmittel ausser von Gerbsäure und Phosphorwolframsäure gefällt. Sie sind diffusibler als die Albumosen, doch ist ihre Diffusibilität viermal geringer, als die des Traubenzuckers. Sie lösen sich in jedem Verhältniss leicht in Wasser. Ihre Lösungen schmecken ekelhaft bitter.

Besonders characteristisch für die Peptone ist ihre Biuretreaction; sie geben eine rothe Färbung, während die anderen Eiweisskörper rothviolette Farbe geben.

Die verschiedenen Peptone unterscheiden sich von einander durch ihren Schwefelgehalt: einige haben locker gebundenen, andere nur fest gebundenen Schwefel, sowie durch ihr Verhalten gegenüber dem Pankreasferment Trypsin: die „Hemipeptone“ werden durch Trypsin gespalten in Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure etc., die „Antipeptone“ nicht.

Ueber die Zahl der aus einem Eiweissmolecül entstehenden Peptonmolecüle lässt sich noch nichts Sicheres aussagen. Aus 1 Molecül kristallisirtem Serumalbumin könnten, wenn das berechnete Moleculargewicht 17070 richtig ist, wegen der 10 Schwefelatome im Molecül höchstens 10 Peptonmolecüle entstehen, da jedes Peptonmolecül mindestens 1 Schwefelatom enthalten muss, falls es noch als Eiweiss angesehen werden soll.

Albumosen und Peptone finden sich in unserem Körper nur im Magendarmcanal; hier entstehen sie durch die Verdauung aus dem aufgenommenen Nahrungseiweiss. Ihre Bildung bezweckt das meist

unlösliche, weil coagulirte, oder doch mindestens nicht diffusible Nahrungseiweiss in eine lösliche diffusible, auf jeden Fall resorptionsfähige Form überzuführen.

Proteosenähnliche Stoffe entstehen auch bei Einwirkung hochgespannten Wasserdampfes auf genuine Eiweisskörper. Diese Producte werden Atmidalbumosen und Atmidpeptone genannt. Sie haben keinen locker gebundenen Schwefel und unterscheiden sich auch hinsichtlich ihrer Fällbarkeit von den gewöhnlichen Proteosen. Im Darm werden Atmidproteosen schlecht resorbirt. Offenbar erleiden die Eiweisskörper durch hochgespannte Wasserdämpfe ausser der Spaltung noch Veränderungen, die sie zur Ernährung mehr oder weniger unbrauchbar machen.

IV. Albuminoïde.

Die Albuminoïde sind Derivate der Eiweisskörper, die noch die characteristische elementare Zusammensetzung derselben haben, aber im chemischen, physikalischen und vor allem physiologischen Verhalten bedeutende Abweichungen zeigen. Der Schwefelgehalt einiger Albuminoïde ist grösser, bei anderen kleiner, als der der Proteïne. Sie geben nicht alle die characteristischen Farbenreactionen, weil ihnen zum Theil die aromatischen Gruppen fehlen; daher geben sie auch nicht alle beim Kochen mit Laugen Tyrosin. Sie sind in Wasser nicht löslich, quellen aber darin auf. Sie coaguliren in der Hitze nicht.

In physiologischer Hinsicht unterscheiden sich die Albuminoïde von den Proteïnen dadurch, dass sie entweder, weil ganz unverdaulich, für die Ernährung überhaupt werthlos, oder, wenn verdaulich und resorbirbar, doch nicht im Stande sind, das verbrauchte Körpereiweiss vollständig zu ersetzen, was die anderen Eiweisskörper vermögen.

Auch in ihrer Bedeutung für den Aufbau unseres Körpers besteht zwischen den Proteïnen und Proteïden einerseits und den Albuminoïden anderseits ein wichtiger Unterschied. Proteïne und Proteïde bilden die Grundlage der lebendigen Substanz und als solche die Hauptbestandtheile der Gewebszellen. Die Albuminoïde dagegen kommen nur als Intercellularsubstanzen vor; sie sind zwar Zellproducte und stehen wahrscheinlich mit den Zellen noch in gewissen Stoffwechselbeziehungen, ihre hauptsächliche physiologische Bedeutung liegt aber darin, dass sie Gerüst- und Decksubstanzen sind. Sie bilden die organische Grundlage der Knochen und Knorpel, der Sehnen, Fascien, überhaupt des Bindegewebes und der Schutzdecken des Körpers, Epidermis, Haare, Nägel. Sie sind die wesentlichsten organischen Bestandtheile der Gebilde, die dem Körper Form und Stabilität verleihen.

Die Albuminoïde sind specifisch thierische Producte. Sie werden

von den Zellen, deren Intercellularsubstanz sie sind, selbst producirt; bei den Epidermiszellen wird sogar das ganze Protoplasma in eine bestimmte Albuminoïdsubstanz umgewandelt. Sie entstehen aus dem Zelleiweiss durch chemische Umwandlungen, deren Natur noch unbekannt ist.

Albuminoïde verbinden sich, wie andere Eiweisskörper, mit Säuren und Alkalien; die Amidosäurenatur tritt bei einigen von ihnen noch mehr hervor, als bei den anderen Eiweissstoffen.

Albuminoïde liefern bei der Verdauung, wenn sie überhaupt verdaut werden, proteosenähnliche Producte.

Zu den Albuminoïden gehören:

1. Die Keratine bilden die Hauptbestandtheile der verhornten Epidermiszellen, der Haare, der Nägel, der Nervenmarkscheiden (hier Neurokeratin genannt). Sie sind schwefelreich (2—5 %), ein grosser Theil des Schwefels ist locker gebunden, d. h. leicht durch Alkali abspaltbar. Sie geben alle Eiweissreactionen, liefern bei der Zersetzung Tyrosin; sie lösen sich nicht in Wasser, sind ohne Zersetzung überhaupt unlöslich und ganz unverdaulich.

2. Elastin, in den elastischen Fasern, hat keinen festgebundenen sondern nur locker gebundenen Schwefel, giebt sämmtliche Eiweissfarbenreactionen und die entsprechenden Zersetzungsproducte, ist unlöslich in Wasser, wird nur durch Pankreassaft, nicht durch Magensaft zu Pepton verdaut.

3. **Collagen** ist das in grösster Menge in unserem Körper vertretene Albuminoïd, bildet die Bindegewebsfibrillen, die organische Grundsubstanz der Knochen und Knorpel. Es hat keinen locker gebundenen Schwefel, giebt nicht die Adamkiewicz'sche und Millon'sche Reaction, liefert bei der Zersetzung kein Tyrosin, enthält also keine aromatische Oxygruppe. Es hat etwas grösseren Sauerstoffgehalt als Eiweiss, entsteht daher wahrscheinlich durch Oxydation aus Eiweiss.

Collagen, längere Zeit mit Wasser gekocht, löst sich unter Wasseraufnahme auf, gesteht aber beim Abkühlen zu einer festen Gallerte und heisst dann **Glutin** oder **Leim**. Durch Erhitzen auf 130 ° wird Leim wieder in Collagen verwandelt. Leim ist ein Hydrat des Collagens. Er ist löslich in heissem, nicht aber in kaltem Wasser (also umgekehrt, wie genuines Eiweiss), in dem er nur quillt.

Leim wird nicht gefällt durch Mineralsäuren, auch nicht durch Ferrocyankalium und Essigsäure oder Schwermetallsalze (ausser Sublimat mit Salzsäure), dagegen lässt er sich aussalzen. Er giebt die Biuret- und Xanthoproteïnreaction.

Leim wird durch Pepsin schwieriger, durch Trypsin leicht verdaut unter Bildung von Gluteosen und Leimpepton. Ueber die Bedeutung des Leims als Nahrungsmittel siehe Kapitel VII.

4. **Chondrin,** Knorpelleim ist ein Gemenge von Glutin mit der Chondroïtinschwefelsäure; letztere ist eine Aetherschwefelsäure des Chondroïtins, eines stickstoffhaltigen Kohlehydratabkömmlings, und kann durch verdünnte Laugen aus Knorpel extrahirt werden. Durch Kochen mit verdünnter Mineralsäure geht das Chondroïtin unter Abspaltung von Essigsäure in das stickstoffhaltige Chondrosin über. Chondrosin reducirt Kupferoxyd in alkalischer Lösung und zerfällt beim Kochen mit Bariumhydrat in Glycuronsäure und Glycosamin.

Anhang zu den Eiweisskörpern: **Fermente.**

Zu den eiweissartigen Stoffen werden auch die ungeformten [1]) Fermente gerechnet, Substanzen, deren Zusammensetzung meist unbekannt ist, die aber einige Eigenschaften mit dem Eiweiss gemeinsam haben. Sie sind löslich in Wasser und Glycerin, sie werden durch Alkohol gefällt und zum Theil coagulirt, sie sind fällbar durch Aussalzen, nicht diffusibel, geben die Eiweissfarbreactionen. Sie sind Producte der Zellthätigkeit.

Ihre wichtigste Eigenschaft ist, dass sie schon in geringster Menge beliebig grosse Mengen gewisser Substanzen chemisch verändern, ohne selbst dabei chemische Veränderung zu erleiden. Ihre Wirkung besteht im Allgemeinen in der Spaltung eines grossen Molecüls in kleinere, unter Wasseraufnahme und Umwandlung chemischer Spannkraft in kinetische Energie. Ihre Wirkung hängt ab von der Reaction und der Concentration der Lösung der Substanz, auf die sie wirken: sie sind um so weniger wirksam, je concentrirter die Lösung ist. Durch Erhitzen werden sie wirkungslos.

Man theilt sie ein in:

1. Gerinnungsfermente, die gewisse lösliche Eiweisskörper in einen unlöslichen und einen löslichen Theil spalten (z. B. Blutgerinnungsferment, Labferment des Magens, Myosinferment).

2. Verdauungsfermente, die die aufgenommenen unlöslichen oder löslichen, aber nicht resorbirbaren Nahrungsstoffe durch hydrolytische Spaltung in lösliche resorbirbare Spaltungsproducte spalten; hierher gehören:

a) Diastatische Fermente (im Speichel, Pankreassaft), die Stärke in Zucker verwandeln.
b) Peptische Fermente (im Magen- und Pankreassaft), die Proteïne in Proteosen spalten.
c) Fettspaltendes Ferment (im Pankreassaft), das die Neutralfette in Glycerin und Fettsäure spaltet.

Ueber die Wirkungsart der Fermente im Einzelnen siehe die betreffenden Abschnitte der speciellen Physiologie.

---

[1]) Von den hier erwähnten ungeformten Fermenten unterscheidet man die geformten, das sind Organismen (Bacterien, Pilze), die in Berührung mit gewissen Substanzen diese zerlegen (z. B. Hefepilz, Bacterium lactis siehe S. 17).

§ 3. Die Endproducte des Stoffwechsels.

Hierher gehören die Substanzen, die bei der Verbrennung der kraftliefernden Körpersubstanzen (Eiweiss, Fett, Kohlehydrate) entstehen und aus dem Körper ausgeschieden werden.

Es ist möglich, ja sogar wahrscheinlich, dass die Endproducte des Stoffwechsels nicht direct bei der Verbrennung aus der Körpersubstanz entstehen, sondern dass dabei erst eine Reihe von Zwischenproducten gebildet wird. Ueber diese intermediären Stoffwechselproducte wissen wir aber noch nichts; alles, was darüber bisher angegeben worden ist, beruht lediglich auf Vermuthungen. Wir können uns daher damit begnügen, die Endproducte aufzuzählen.

Unter den Endproducten des Stoffwechsels sind an erster Stelle zu nennen die früher schon erwähnten: **Wasser** und **Kohlensäure**, die Hauptverbrennungsproducte jeder organischen Substanz.

Unter abnormen Verhältnissen kommt es vor, dass organische Verbindungen von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, die noch brennbar sind, aus dem Körper ausgeschieden werden, offenbar als Producte einer unvollständigen Verbrennung. Solche Stoffe sind:

1. Milchsäure, $C_3H_6O_3$. Man kennt drei Milchsäuren:

a) Aethylenmilchsäure: $CH_2(OH) . CH_2 . COOH$, ist im Körper nur in sehr kleinen Mengen gefunden worden.

b) Aethylidenmilchsäure: $CH_3 . CHOH . COOH$ und zwar:

α) die optisch inactive Gährungsmilchsäure, die bei der Milchsäuregährung der Kohlehydrate entsteht;

β) die optisch active, rechtsdrehende Fleischmilchsäure, die im Muskel gefunden worden ist und im Harn ausgeschieden vorkommt.

Fleischmilchsäure ist eine syrupöse Flüssigkeit, in Wasser, Alkohol und Aether löslich; sie bildet mit Zink ein characteristisches kristallisirendes Salz, mit dessen Hülfe man die Fleischmilchsäure rein darstellt.

Milchsäure findet sich im Harn bei ungenügender Sauerstoffzufuhr (Dyspnoë).

2. β-Oxybuttersäure ($CH_3 . CH(OH) . CH_2 . COOH$), Acetessigsäure ($CH_3 . CO . CH_2 . COOH$) und Aceton ($CH_3 . CO . CH_3$) kommen in Krankheiten, besonders bei Diabetes, im Harn ausgeschieden vor. Aceton soll nach Angabe einiger Autoren in sehr geringen Mengen auch im normalen Harn vorkommen.

3. Hier ist zu erwähnen, dass auch Oxalsäure (COOH . COOH) in sehr geringen Mengen im Harn vorkommt (als oxalsaurer Kalk, in Briefcouvertform kristallisirend).

Während die Verbrennung der Kohlehydrate und Fette nur Wasser und Kohlensäure liefert, entstehen aus dem Eiweiss ausserdem noch eine Reihe anderer Producte, die den Stickstoff, Schwefel und Phosphor des Eiweiss enthalten. Diese Producte haben also Bedeutung für die Beurtheilung der Grösse des Eiweissstoffwechsels.

Der Schwefel und Phosphor des Eiweiss geht bei der physiologischen Verbrennung in Schwefelsäure und Phosphorsäure über, die als Salze zur Ausscheidung kommen.

Die stickstoffhaltigen Endproducte des Stoffwechsels sind meistens noch brennbar. Das Eiweiss wird bei der physiologischen Verbrennung also nicht ganz oxydirt, sondern hinterlässt einen noch oxydirbaren Rest, der aber im Körper nicht mehr verwendet werden kann. Die stickstoffhaltigen Endproducte sind:

1. **Ammoniak,** kommt als Ammoniaksalz in geringen Mengen in den Ausscheidungen vor.

2. Der **Harnstoff,** $CO(NH_2)_2$, Carbamid, das Diamid der Kohlensäure.

Der Harnstoff kristallisirt in Nadeln oder langen rhombischen Prismen; seine Kristalle sind farblos, er reagirt neutral, schmeckt kühlend salpeterartig. Er schmilzt bei 130—132° C., zersetzt sich aber in Lösung schon bei 60—70° C. Er löst sich in Wasser und Alkohol, ist dagegen unlöslich in Aether.

Zersetzungen des Harnstoffs.

Harnstoff in Substanz erhitzt giebt Ammoniak ab und bildet Biuret. Es bilden sich aus 2 Mol. Harnstoff 1 Mol. Biuret und 1 Mol. Ammoniak.

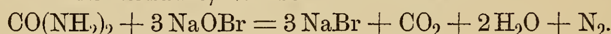


$$2\,CO(NH_2)_2 = NH_2 . CO . NH . CO . NH_2 + NH_3.$$

Biuret giebt mit Kupfersulfat und Kalilauge rothviolette Färbung (daher der Name Biuretreaction!).

Beim Erhitzen mit Barytwasser, Alkalilauge, ferner unter der Einwirkung gewisser Mikroorganismen (bei der alkalischen Harngährung) spaltet sich der Harnstoff unter Wasseraufnahme in Kohlensäure und Ammoniak.

Eine alkalische Lösung von Natriumhypobromit zersetzt den Harnstoff in Kohlensäure, Wasser und Stickstoff:



$$CO(NH_2)_2 + 3\,NaOBr = 3\,NaBr + CO_2 + 2\,H_2O + N_2.$$

Verbindungen des Harnstoffs.

Der Harnstoff geht mit mehreren Säuren und Salzen characteristische Verbindungen ein; die Säuren addiren sich dabei an einen der Ammoniakreste, wobei der Stickstoff fünfwerthig wird. Die wichtigsten Verbindungen sind:

a) Salpetersaurer Harnstoff $CO(NH_2)_2 . HNO_3$. Er kristallisirt in sechsseitigen farblosen glänzenden Plättchen, ist leicht löslich in reinem Wasser, schwer löslich in salpetersäurehaltigem Wasser. Man erhält die Kristalle, wenn man zu concentrirter Harnstofflösung einen Ueberschuss von starker Salpetersäure setzt. Die Verbindung dient zum Nachweis und zur Darstellung von Harnstoff.

b) Oxalsaurer Harnstoff $[CO . (NH_2)_2]_2 . H_2C_2O_4$.

c) Mercurinitratharnstoff entsteht als weisser Niederschlag, wenn man zu Harnstofflösung Mercurinitratlösung setzt. Das Verhältniss, in dem sich Harnstoff und Mercurinitrat binden, ist verschieden je nach der Concentration der verwendeten Harnstoff- und Mercurinitratlösung. Auf der Ausfällung des Harnstoffs mit Mercurinitrat beruht die Liebig'sche Titrirmethode zur Bestimmung des Harnstoffs.

Synthese des Harnstoffs.

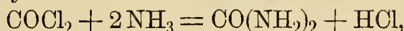
Der Harnstoff entsteht

1. durch Erhitzen von Ammoniumcyanat:



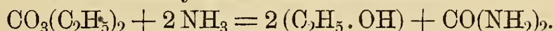
$$NH_4 . O . CN = CO(NH_2)_2 \text{ (Wöhler 1828),}$$

2. aus Ammoniumcarbonat unter Wasserabspaltung bei Erhitzen mit metallischem Natrium.
3. aus carbaminsaurem Ammoniak ($NH_2 . COONH_4$) unter Wasserabspaltung bei Durchleitung elektrischer Wechselströme durch die Lösung.
4. aus Carbonylchlorid und Ammoniak:



$$COCl_2 + 2\,NH_3 = CO(NH_2)_2 + HCl,$$

5. aus Kohlensäureäthyläther und Ammoniak:



$$CO_3(C_2H_5)_2 + 2\,NH_3 = 2\,(C_2H_5 . OH) + CO(NH_2)_2.$$

Vorkommen und Entstehen des Harnstoffs im Thierkörper.

Der Harnstoff bildet den grössten Theil der festen Bestandtheile des Harns des Menschen und der Säugethiere, er findet sich in geringer Menge im Blut, in allen Gewebsflüssigkeiten und vielen Organen des Körpers.

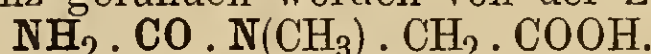
Der Harnstoff bildet das wichtigste stickstoffhaltige Endproduct der Eiweissverbrennung. Andere stickstoffhaltige Endproducte ausser Harnstoff entstehen nur in geringer Menge beim Eiweissstoffwechsel. Die Grösse der Harnstoffausscheidung hängt daher im Allgemeinen von der Grösse des Eiweissstoffwechsels ab.

Die Bildung des Harnstoffs im Thierkörper beruht nicht nur auf einer einfachen Abspaltung des Harnstoffs aus dem Eiweissmolecül, sondern auch auf synthetischen Processen. Harnstoff kann im Thierkörper synthetisch aus Ammoniaken gebildet werden. Die Thatsachen, die das beweisen, sind folgende:

Gewisse Ammoniaksalze (vor allem kohlensaures Ammoniak) erscheinen, wenn sie in den Körper eingeführt werden, nicht als Ammoniaksalze im Harne wieder, wohl aber ist danach die Menge des ausgeschiedenen Harnstoffs vermehrt. Dasselbe ist der Fall bei Eingabe einiger Amidosäuren, z. B. Leucin, Glycocoll u. A.

Der Beweis, dass das eingeführte Ammoniak wirklich zur Harnstoffbildung verbraucht wird, und nicht etwa bloss eine vermehrte Eiweisszersetzung und dadurch vermehrte Harnstoffausscheidung veranlasst, wird erbracht durch die Thatsache, dass nach Eingabe gewisser substituirter Ammoniake die entsprechenden substituirten Harnstoffe entstehen.

So ist nach Eingabe von Sarcosin ($CH_3 . NH . CH_2 . COOH$), Methylglycocoll, eine Substanz gefunden worden von der Zusammensetzung:



$$NH_2 . CO . N(CH_3) . CH_2 . COOH.$$

Diese Substanz ist Sarcosincarbaminsäure genannt worden, weil man sie aus Carbaminsäure ($NH_2 . COOH$) und Sarcosin durch Wasserabspaltung entstanden denken kann.

So wurde ferner nach Eingabe von Metamidobenzoësäure

$$(NH_2 . C_6H_4 . COOH)$$

gefunden: $NH_2 . CO . NH . C_6H_4 . COOH$ (Uramidobenzoësäure).

Der Ort der synthetischen Bildung des Harnstoffs aus Ammoniak ist die Leber. Leitet man durch die Leber eines Hundes gleich nach dem Tode künstlich Blut hindurch (in die Pfortader hinein, aus den Lebervenen heraus) und setzt dem Blute kohlensaures Ammoniak zu, so nimmt bei der Durchleitung der Ammoniakgehalt des Blutes ab, der Harnstoffgehalt zu.

Daraus erklärt sich, dass bei manchen Lebererkrankungen die Harnstoffausscheidung im Harne vermindert ist, dagegen mehr Ammoniak, sowie Amidosäuren (Leucin, Tyrosin) im Harn zu finden sind.

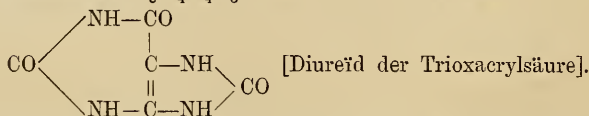
Die Art der Bildung der substituirten Harnstoffe weist auf eine Bedeutung der Carbaminsäure bei der Harnstoffbildung hin. Vielleicht entstehen beim Eiweissstoffwechsel Carbaminsäure und Ammoniak, die in der Leber zu Harnstoff umgebildet werden. Es würde danach der Harnstoff als Amid der Carbaminsäure anzusehen sein.

Für die Auffassung, dass der Harnstoff Amid der Carbaminsäure ist, spricht die Thatsache, dass die beiden NH_2-Gruppen des Harnstoffs chemisch nicht gleichwerthig sind. Nur eine derselben bildet nämlich mit Säuren Additionsverbindungen.

Die Bildung des Harnstoffs aus Ammoniaksalzen scheint den Zweck zu haben, das beim Eiweissstoffwechsel entstehende und für den Körper schädliche Ammoniak in eine unschädliche Verbindung überzuführen.

Fraglich ist, ob aller im Körper gebildete Harnstoff aus Ammoniak und Ammoniakderivaten entsteht. Es ist wahrscheinlich, dass der Harnstoff wenigstens zum Theil auch direct aus dem Eiweiss oder aus Kreatin, Harnsäure u. dergl. abgespalten werden kann.

3. **Harnsäure** $C_5H_4N_4O_3$ hat die Structurformel:



Harnsäure kristallisirt rein dargestellt in farblosen, rhombischen Prismen, direct aus dem Harn aber in durchwachsenen oder rosetten-

förmigen, gefärbten Hantel- und Wetzsteinformen. Harnsäure ist sehr schwer löslich in kaltem (0,05 g im Liter), etwas leichter in heissem Wasser (0,5 g im Liter) oder bei Gegenwart von Harnstoff; sie ist unlöslich in Alkohol und Aether.

Als zweibasische Säure bildet die Harnsäure neutrale und saure Salze. Die neutralen Alkalisalze sind in Wasser ziemlich löslich, auch die sauren Salze lösen sich etwas leichter als die freie Säure, doch fallen sie schon beim Abkühlen des Harns aus und bilden, indem sie Harnfarbstoffe mit niederreissen, rothbraune Niederschläge (Sedimentum lateritium).

Die harnsauren Salze der alkalischen Erden, der meisten Metalle und auch des Ammoniak sind in Wasser schwer löslich.

Die Schwerlöslichkeit der Harnsäure ist die Ursache davon, dass sie leicht in den Nieren und Harnwegen, sowie in den Geweben des Körpers abgelagert wird (Harngries, Gicht).

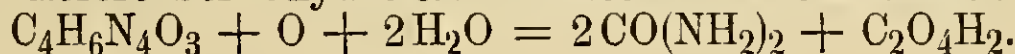
Wird Harnsäure mit Salpetersäure zur Trockene verdampft, so färbt sich der Rückstand nach Zusatz von Ammoniak rothviolett, nach Zusatz von Natronlauge blauviolett (Murexidprobe zum Nachweis der Harnsäure).

Durch vorsichtige Oxydation entsteht aus Harnsäure Allantoin und Kohlensäure:



$$C_5H_4N_4O_3 + O + H_2O = C_4H_6N_4O_3 \text{ (Allantoin)} + CO_2.$$

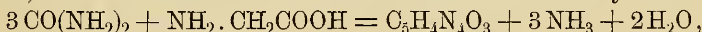
Allantoin kommt in der Allantoisflüssigkeit und im Harn der Säuglinge vor; es liefert bei Oxydation Harnstoff und Oxalsäure:



$$C_4H_6N_4O_3 + O + 2H_2O = 2CO(NH_2)_2 + C_2O_4H_2.$$

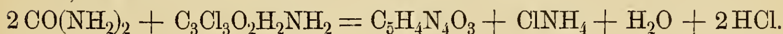
Synthetisch lässt sich Harnsäure darstellen:

a) durch Zusammenschmelzen von Harnstoff und Glycocoll:



$$3CO(NH_2)_2 + NH_2.CH_2COOH = C_5H_4N_4O_3 + 3NH_3 + 2H_2O,$$

b) aus Harnstoff und Trichlormilchsäureamid:



$$2CO(NH_2)_2 + C_3Cl_3O_2H_2NH_2 = C_5H_4N_4O_3 + ClNH_4 + H_2O + 2HCl.$$

Vorkommen und Entstehen der Harnsäure im Thierkörper.

Die Harnsäure kommt in geringen Mengen im Harn, sowie im Blute und den Organen des Menschen und der Säugethiere vor, findet sich aber als Hauptbestandtheil im Harn der Vögel und Reptilien. Sie entsteht wie Harnstoff aus dem zersetzten Eiweiss.

Bei Vögeln scheint Harnsäure synthetisch aus Milchsäure und Ammoniaksalzen in der Leber gebildet zu werden. Wird bei Vögeln die Leber exstirpirt, so werden nämlich statt der Harnsäure Milchsäure und Ammoniaksalze durch den Harn ausgeschieden. Vögel scheiden ferner eingegebenen Harnstoff und Amidosäuren in Form

von Harnsäure aus ihrem Körper aus. Ob auch bei Säugethieren Harnsäure synthetisch gebildet wird, ist nicht bekannt.

Die Harnsäure ist den Nucleïnbasen nahe verwandt, sie kann durch Reduction in Xanthin und Hypoxanthin (siehe unten) verwandelt werden. Sie entsteht daher möglicher Weise im Thierkörper durch Spaltung und Oxydation der Nucleïne.

Es wird angenommen, dass die Harnsäure besonders aus den Kernnucleïnen zerfallener Leucocyten entstehe, weil Vermehrung und grösserer Zerfall der Leukocyten im Blute (Leukämie) von beträchtlich vermehrter Harnsäureausscheidung begleitet ist und weil beim Digeriren von Milzpulpa, oder sogar gekochtem wässerigem Milzextract mit Blut Harnsäure gebildet wird, wozu aber die oxydative Thätigkeit des Blutes erforderlich ist.

Die Harnsäure tritt bei säugenden Kälbern, nicht aber bei dem erwachsenen, mit Vegetabilien ernährten Rind auf; ihre Bildung ist also von der Art der Ernährung abhängig.

Die Harnsäure wird als Vorstufe des Harnstoffs angesehen, weil in den Säugethierkörper eingeführte Harnsäure grösstentheils zu Harnstoff umgewandelt ausgeschieden wird.

4. **Die Nucleïn- oder Xanthinbasen** und zwar

a) Guanin $C_5H_5N_5O$.

b) Xanthin $C_5H_4N_4O_2$.

c) Adenin $C_5H_5N_5$.

d) Hypoxanthin $C_5H_4N_4O$.

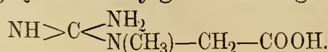
Diese Substanzen sind nahe mit einander verwandt. Hypoxanthin ist ein Oxydationsproduct des Adenins, Xanthin ist ein Oxydationsproduct des Guanins und des Hypoxanthins. Sie werden als Vorstufen der Harnsäure, resp. des Harnstoffs angesehen, denn durch Reduction von Harnsäure erhält man Xanthin und Hypoxanthin. Sie entstehen bei der Spaltung der Nucleïne (siehe S. 31).

In geringer Menge kommen sie im Harn, im Blute und den Organen, besonders Leber, Milz, vor. Ihre Ausscheidung ist gesteigert bei Leukämie.

5. **Hippursäure**, Benzoylglycocoll, $C_6H_5 . CO . NH . CH_2 . COOH$, findet sich im Harne der Pflanzenfresser (statt der Harnsäure). Sie entsteht durch Synthese aus Benzoësäure ($C_6H_5 . COOH$) und Glycocoll ($NH_2CH_2 . COOH$) in der Niere.

6. **Kreatin** und **Kreatinin.**

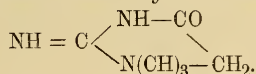
Kreatin $C_4H_9N_3O_2$ ist Methylguanidinessigsäure:



$$NH{>}C{<}^{NH_2}_{N(CH_3)—CH_2—COOH.}$$

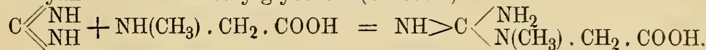
Guanidin ist Imidoharnstoff: $NH = C(NH_2)_2$.

Kreatinin $C_4H_7N_3O$ ist das Anhydrid des Kreatins:



Kreatin lässt sich durch Kochen mit verdünnten Säuren in Kreatinin verwandeln, Kreatinin durch Kochen mit Alkalien wieder in Kreatin.

Künstlich lässt sich Kreatin synthetisch darstellen aus:
1. Cyanamid und Methylglycocoll (Sarcosin)



2. Guanidincarbonat und Methylglycocoll.

Kreatinin in alkalischer Lösung giebt mit einigen Tropfen Nitroprussidnatrium eine bald abblassende Rothfärbung (Weyl'sche Kreatininprobe), die durch nachträglichen Zusatz von Essigsäure nicht wieder, wie beim Aceton, hervorgerufen wird.

Mit Chlorzink verbindet sich Kreatinin zu einem schwer löslichen, leicht kristallisirenden Doppelsalz, dem Chlorzinkkreatinin.

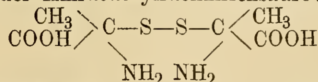
Kreatin und Kreatinin kristallisiren in monoklinen Prismen. Beide sind löslich in Wasser. Kreatin reagirt neutral, Kreatinin alkalisch. Beide liefern bei Einwirkung von Alkalien unter anderen Zersetzungsproducten auch Harnstoff.

Kreatin findet sich im Blut und vielen Organen, hauptsächlich in Muskeln, es wird als Vorstufe des Harnstoffs angesehen. Kreatinin ist Bestandtheil des Harns.

Ob das Kreatinin des Harns aus dem Kreatin der Muskeln hervorgeht, ist noch fraglich. Der Kreatingehalt der Muskeln soll durch Muskelarbeit zunehmen, nicht aber der Kreatiningehalt des Harns. Anderseits ist beobachtet worden, dass bei Thieren nach Einführung von Kreatin in den Magen die Kreatininausscheidung im Harn entsprechend gesteigert ist.

Carnin $C_7H_8N_4O_3$ ist auch ein Bestandtheil des Muskels, der durch Oxydation mit Salpetersäure in Hypoxanthin übergeführt wird.

Cystin, auch ein stickstoffhaltiger Körper, der im Harn vorkommt unter pathologischen Bedingungen (bei starker Darmfäulniss, Darmerkrankungen), ist Disulfid der Amidoäthylidenmilchsäure:



Das Cystin ist merkwürdig, weil in ihm Schwefel in nicht oxydirter Form aus dem Körper ausgeschieden wird.

7. **Gallensäuren**

sind Paarungen von einer stickstoffhaltigen mit einer stickstofffreien Säure. Der stickstoffhaltige Theil ist eine Amidosäure (Glycocoll oder Taurin), der stickstofffreie ist Cholalsäure (resp. Fellinsäure).

Die Gallensäuren sind löslich in Wasser, Alkohol, unlöslich in Aether. Sie werden aus der alkoholischen Lösung durch Aether kristallinisch gefällt.

Die Gallensäuren geben mit Furfurol und concentrirter Schwefelsäure oder mit Rohrzucker und concentrirter Schwefelsäure (wobei erst Furfurol gebildet wird) eine kirschrothe Färbung (Pettenkofer'sche Reaction).

Die Gallensäuren sind einbasische Säuren, die sich mit Alkalien zu Salzen verbinden. Die Salze sind optisch activ, rechtsdrehend.

In der menschlichen Galle finden sich:

a) Die **Glycocholsäure,** $C_{26}H_{43}NO_6$, ist eine Paarung von Glycocoll und Cholalsäure.

b) Die **Taurocholsäure,** $C_{26}H_{45}NSO_7$, ist eine Paarung von Taurin mit Cholalsäure.

Cholalsäure, $C_{24}H_{40}O_5$ eine einbasische Säure mit drei —OH-Gruppen (Trioxysäure); sie ist eine ungesättigte Verbindung, denn sie addirt direct Jod. Ihre Constitution ist im Uebrigen unbekannt, ebenso ihre Entstehung im Organismus. Ihr hoher Kohlenstoffgehalt macht es wahrscheinlich, dass sie durch Synthese gebildet wird.

Neben Cholalsäure findet sich in der menschlichen Galle als stickstofffreier Bestandtheil der Gallensäuren auch die Fellinsäure $C_{23}H_{40}O_4$. Bei Thieren kommen noch andere der Cholalsäure verwandte Säuren als stickstofffreier Bestandtheil der Gallensäuren vor.

Glycocoll, Amidoessigsäure, $NH_2CH_2.COOH$, ist Zersetzungsproduct der Eiweisskörper; es kommt vor besonders unter den Spaltungsproducten des Leims.

Taurin, Amidoäthylsulfonsäure, $NH_2.C_2H_4.SO_2OH$ (der Schwefel ist direct an Kohlenstoff gebunden, daher Sulfonsäure), muss auch als Stoffwechselproduct des Eiweiss angesehen werden.

Die Gallensäuren werden in der Leber gebildet und als Natriumsalze mit der Galle ausgeschieden. Im Darm werden sie zum Theil wieder resorbirt, zum Theil durch die Darmfäulniss in ihre Anhydride, die Dyslysine, übergeführt.

Die Gallensäuren sind nicht nur als Ausscheidungsproducte an-

zusehen, denn es kommt ihnen im Darm bei der Resorption der Fette noch physiologische Bedeutung zu (siehe Kapitel X).

8. **Gallenfarbstoffe.**

Die wichtigsten sind:

a) das **Bilirubin,** ein rothgelber Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_6$,

b) das **Biliverdin,** ein grüner Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_8$.

Biliverdin ist ein Oxydationsproduct des Bilirubin.

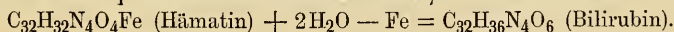
Die Gallenfarbstoffe sind schwache Säuren, bilden mit Alkalien lösliche, mit Kalk unlösliche Salze (letztere finden sich in Gallensteinen).

Bilirubin ist schwer löslich in Alkohol, leicht löslich in Chloroform, kristallisirt in rhombischen Tafeln. Biliverdin ist leicht löslich in Alkohol, schwer löslich in Chloroform.

Bilirubin geht bei Einwirkung von Wasserstoff in Statu nascendi unter Wasseraufnahme in *Hydrobilirubin* $C_{32}H_{40}N_4O_7$ über, das mit dem *Urobilin* (einem Farbstoff des Harns) identisch sein soll, das sich aber durch Oxydation nicht wieder in Bilirubin verwandeln lässt.

Gmelin'sche Probe. Wenn man in einem Reagenzglas Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, vorsichtig mit einer wässrigen Lösung von Gallenfarbstoff überschichtet, so entstehen an der Berührungsstelle beider Flüssigkeiten farbige Schichten, und zwar von oben nach unten: grün, blau, violett, roth, rothgelb. Die Farbstoffe, die die verschiedenen Farben geben, entstehen durch Oxydation des Bilirubins, resp. Biliverdins; sie stellen verschiedene Oxydationsstufen der Gallenfarbstoffe dar.

Die Gallenfarbstoffe entstehen in der Leber bei dem Zerfall der rothen Blutkörperchen aus dem Hämatin, das sein Eisen verliert:



$$C_{32}H_{32}N_4O_4Fe \text{ (Hämatin)} + 2H_2O - Fe = C_{32}H_{36}N_4O_6 \text{ (Bilirubin)}.$$

9. Ausser den genannten Endproducten des Stoffwechsels finden sich im Harn noch aromatische Körper ausgeschieden, von denen aber nicht sicher zu sagen ist, ob sie beim Stoffwechsel entstehen oder ob sie bloss als Durchgangsproducte durch den Körper anzusehen sind. Bei der Eiweissfäulniss im Darm bilden sich nämlich aromatische Verbindungen (Phenole, aromatische Oxysäuren, Indol, Skatol), die, soweit sie nicht schon mit dem Koth ausgeschieden werden, in den Körper gelangen, hier nur in geringem Maasse oxydirt werden (zu Indoxyl, Skatoxyl) und zum Theil mit Schwefelsäure gepaart im Harn den Körper verlassen. Weiteres darüber siehe Kapitel VII (Harn) und Kapitel IX (Koth).

Kapitel II. **Blut.**

Das Blut ist eine hellrothe (arterielles Blut) oder dunkelblaurothe (venöses Blut), undurchsichtige, salzig schmeckende, eigenthümlich riechende Flüssigkeit von 1,053—1,066 spec. Gewicht. Es reagirt alkalisch; der Grad seiner Alkalescenz ist gleich dem einer 0,2—0,4%igen Sodalösung.

Das Blut circulirt in einem weit verzweigten, in sich geschlossenen Röhrensystem, das den ganzen Thierkörper durchzieht. Die wesentlichste physiologische Aufgabe des Blutes ist, als Vermittler des Stoffverkehrs zwischen den Organen Ernährungsstoffe den Organen zuzuführen und die Stoffwechselproducte zu entfernen.

Das Blut besteht aus einer klaren gelb gefärbten Lösung, dem Plasma, in der körperliche Bestandtheile (rothe und weisse Blutkörperchen) suspendirt sind. Histologisch betrachtet, ist das Blut ein Gewebe mit flüssiger Intercellularsubstanz.

Blut ausserhalb des Körpers gerinnt wenige Minuten nach Austritt aus dem Körper, d. h. es erstarrt zu einer Gallerte. Die Gerinnung beruht auf der Ausscheidung eines Eiweisskörpers des Plasmas. Das ausgeschiedene Eiweiss, Fibrin, bildet eine faserige Masse, die die Blutkörperchen in ihre Maschen einschliesst. Das Gerinnsel schrumpft allmählich und presst dadurch eine klare, schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit, das Blutserum, aus sich aus. Das Gerinnsel mit den eingeschlossenen Körperchen heisst Blutkuchen. Blutplasma besteht aus Serum und dem fibrinbildenden Eiweiss. Defibrinirtes Blut heisst Blut, aus dem durch Schlagen (z. B. mit einem Stabe) das Fibrin (das am Stabe hängen bleibt) entfernt wird; das defibrinirte Blut besteht aus Körperchen und Serum.

Die Blutmenge beträgt beim Menschen rund 7,5 % des Körpergewichts, d. s. beim erwachsenen Mann rund 5 Liter.

§ 1. **Die Blutkörperchen.**

1. **Die rothen Blutkörperchen**

des Menschen sind weiche, elastische, biconcave Scheibchen mit abgerundeten Rändern, von 0,007—0,008 mm Durchmesser, 0,0016 mm Dicke, 0,000000072 cbmm Volum und 0,000128 qmm Oberfläche, die gelbgrün bei durchfallendem Licht in dünner Schicht, roth in dicker Schicht aussehen und 1,100 spec. Gewicht haben; sie sind schwerer, als das Plasma, daher sinken sie im stehenden Blute zu Boden.

Der Mensch und die Säugethiere haben kernlose rothe Blutkörperchen, Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische haben ovale Blutkörperchen mit einem Kern.

1 cbmm Blut enthält beim Manne etwa 5, bei der Frau 4,5 Millionen rothe Blutkörperchen; ihr Volum in 1 cbmm beträgt ungefähr beim Manne

0,35, bei der Frau 0,32 cbmm, ihre Oberfläche 640 resp. 576 qmm. Die grosse Oberfläche hat Bedeutung für die Sauerstoffaufnahme und -abgabe bei der Lungen- und Gewebsathmung. Die Zahl der Blutkörperchen wird bestimmt, indem man sie in einem genau abgemessenen, um einen bekannten Betrag verdünnten Blutquantum unter dem Mikroskop in einer besonders construirten Zählkammer zählt.

Bestandtheile der rothen Blutkörperchen.

Die rothen Blutkörperchen haben 65 % Wasser und 35 % feste Bestandtheile; letztere sind:

1. Der rothe Blutfarbstoff, **Hämoglobin,** bildet 87—95 % der festen Substanzen der Blutkörperchen (11—15 % des Gesammtblutes); er scheint in organisirter Bindung mit dem Stützgerüst der Blutkörperchen, dem Stroma, zu sein.

Das in den Blutkörperchen befindliche Hämoglobin löst sich in der Blutflüssigkeit nach Zusatz von Wasser, Aether, Chloroform, Galle zum Blut, ferner bei der Fäulniss, nach Gefrieren und Wiederaufthauen des Blutes, nach Durchleitung von starken elektrischen Schlägen. Blut, dessen Blutfarbstoff gelöst ist, sieht durchsichtig (lackfarben) aus.

Die Ursache der Zerstörung der Blutkörperchen und des Hämoglobinaustritts nach Wasserzusatz liegt in der Störung des osmotischen Gleichgewichts zwischen den Körperchen und der umspülenden Flüssigkeit: die Körperchen quellen unter Wasseraufnahme und gehen dadurch zu Grunde. Hämoglobin tritt auch aus den Blutkörperchen aus, wenn dieselben in das Blutserum einer anderen Thierart gebracht werden. Da solches Serum alle physikalischen Eigenschaften hat, die das Bestehen der Blutkörperchen an sich in ihm ermöglichen, so muss die Ursache des Hämoglobinaustritts in chemischen Verschiedenheiten verschiedener Blutserumarten bestehen. Diese Verschiedenheiten liegen in den Eiweisskörpern. Eiweiss einer Serumart wirkt auf die Körperchen einer anderen Thierart wie ein Gift ein (globulicide Wirkung des Serums). Auf denselben Eigenschaften der Eiweisskörper beruht die S. 28 schon erwähnte bactericide Wirkung des Serums.

Der Hämoglobingehalt des Blutes wird colorimetrisch bestimmt, indem man ein abgemessenes Blutquantum mit Wasser so verdünnt, dass die Lösung gleiche Färbkraft besitzt, wie eine Hämoglobinlösung von bekanntem Gehalt, und aus der Verdünnung die Hämoglobinmenge berechnet.

Die chemischen Eigenschaften des Hämoglobins siehe S. 29.

Die physiologische Bedeutung des Hämoglobins beruht darauf, dass es vermöge seiner Fähigkeit, sich mit Sauerstoff zu Oxyhämoglobin locker zu verbinden, als Sauerstoffträger dient (siehe S. 29 und Kapitel III: Chemie der Athmung).

Das Stroma der rothen Blutkörperchen, das nach dem Entziehen des Blutfarbstoffs zurückbleibt, ist eine farblose Masse, die aus Eiweiss, Fett, Lecithin, Cholesterin besteht. Ausserdem enthalten die rothen Blutkörperchen Salze (besonders Kaliumchlorid und Kaliumphosphat).

Die rothen Blutkörperchen zerfallen im Körper fortwährend in grosser Zahl. Der Ort des Zerfalls ist die Leber und Milz. Ein

Ersatz des Verlustes durch Neubildung findet im rothen Knochenmark (beim Embryo auch in der Leber und Milz) statt aus kernhaltigen gefärbten Blutzellen, den Hämatoblasten. Aus den Hämatoblasten gehen die rothen Blutkörperchen durch indirecte Theilung hervor; anfangs besitzen sie noch einen Kern, später verschwindet derselbe.

2. Die weissen Blutkörperchen,

auch Leucocyten oder Lymphkörperchen genannt, sind meist etwas grösser als die rothen; es sind farblose, ein- oder mehrkernige Zellen mit klebrigem Protoplasma; ihre Gestalt ist verschieden, weil sie wie Amöben die Gestalt verändern und durch Ausstrecken und Einziehen von Protoplasmafortsätzen wandern können. In Ruhe sind sie kugelig.

Man unterscheidet mehrere Arten von Leucocyten, die sich durch Grösse und verschiedene Eigenschaften von Kern und Protoplasma unterscheiden:

1. Kleine, protoplasmaarme, einkernige Zellen (0,004—7 Durchmesser), spärlich vorhanden.
2. Grössere, protoplasmareiche Zellen (0,007—0,010 Durchmesser), mit einem oder mehreren Kernen (grosse mononucleäre und polynucleäre Zellen), bilden die Hauptmenge der Leucocyten.
3. Granuläre Zellen von 0,008—0,014 mm Durchmesser, die in ihrem Protoplasma viele Granulationen haben; die Granulationen sind färbbar, aber bei verschiedenen Zellen in verschiedener Weise. Man unterscheidet dementsprechend oxyphile (eosinophile), basophile und neutrophile Zellen, je nachdem sich die Granulationen mit sauren, basischen oder neutralen Farbstoffen färben lassen.

Die Zahl der Leucocyten beträgt rund 1000 in 1 cbmm (auf circa 500 rothe 1 weisses), unterliegt aber erheblichen Schwankungen.

Ihre chemische Zusammensetzung ist noch wenig bekannt, dürfte aber mit der allgemeinen Zusammensetzung des thierischen Protoplasmas übereinstimmen.

Die weissen Blutkörperchen sind im Stande, durch die Stomata der Capillarwände hindurch und so in die Gewebe zu wandern, daher heissen sie auch Wanderzellen. Ihre physiologische Bedeutung liegt darin, dass sie den Transport mancher Substanzen (z. B. Fett, das sie in der Darmwand aufnehmen) vermitteln und fremde Körper (z. B. Bacterien) zerstören und entfernen. Sie treten in besonders grossen Mengen da aus den Gefässen aus, wo in den Geweben entzündungserregende fremde Stoffe sind und bilden hier durch massenhaften Austritt den Eiter. Sie werden zu ihrer Thätigkeit angeregt durch chemische Einwirkungen.

Die weissen Blutkörperchen entstehen in den Lymphdrüsen (siehe Kapitel VI) und der Milz (siehe Kapitel XI).

Ausser den rothen und weissen Blutkörperchen sind noch andere geformte Bestandtheile im Blute zu finden, nämlich:

Blutplättchen, d. s. farblose Scheibchen von drei bis viermal kleinerem Durchmesser, als die rothen Blutkörperchen. Sie sind offenbar Kernrudimente von zerfallenen Leucocyten.

Elementarkörnchen, d. s. meist Fettkörnchen, die durch den Chylus in's Blut kommen.

§ 2. Das Blutplasma.

Blutplasma kann rein erhalten werden, wenn man Blut, gleich nachdem es den Körper verlassen hat, bei niedriger Temperatur (gegen 0° C.) stehen lässt. Die Gerinnung wird dadurch verhindert, die Körperchen senken sich, das Plasma steht als klare Flüssigkeit über den Körperchen.

Das Plasma ist eine gelbliche, alkalisch reagirende Flüssigkeit vom spec. Gewicht 1,03; es enthält rund 9 % feste Bestandtheile, 91 % Wasser. Die festen Bestandtheile sind:

1. Eiweiss (7—8 %) und zwar

a) Serumalbumine (3—5 %).

Die Albumine unterscheiden sich von einander durch ihr specifisches Drehungsvermögen, ihre Coagulationstemperatur und, sofern sie kristallisirbar sind (wie im Pferdeserum), durch die Kristallform.

b) Serumglobulin (3—4 %).

Das Verhältniss des Gehalts an Albumin zu dem an Globulin unterliegt erheblichen Schwankungen. Im Allgemeinen überwiegen die Albumine im Blute des gut ernährten, das Globulin in dem des hungernden Körpers.

c) Fibrinogen (0,1—0,3 %).

Fibrinogen ist ein globulinartiger Eiweissstoff, aus dem bei der Gerinnung das Fibrin entsteht. Die Menge des Fibrins ist gering (0,1—0,3 %). Sein Volum erscheint aber gross, weil es durch Wasseraufnahme gequollen ist. Die Fibrinbildung beruht sehr wahrscheinlich auf einer Spaltung des Fibrinogens in das unlösliche Fibrin und in einen nicht genau definirten, in geringen Mengen gebildeten Eiweisskörper, der in Lösung bleibt. Die Gerinnung wird bewirkt durch ein umgeformtes Ferment, das Thrombin; dieses Ferment ist im Blute innerhalb der gesunden Gefässwand nicht vorhanden, es entsteht erst beim Austritt des Blutes aus den Gefässen, und zwar durch Zerfall von weissen Blutkörperchen, besonders der polynucleären.

So lange das Blut innerhalb der gesunden Gefässwand ist, gerinnt es nicht. Die Gerinnung des Blutes wird gehemmt durch Abkühlen, Zusatz gesättigter Salzlösungen, z. B. Magnesiumsulfatlösung, durch Zusatz von oxalsauren, fluorwasserstoffsauren und fettsauren Salzen. Die zuletzt genannten Salze fällen den Kalk aus seinen löslichen Salzen aus, man hat daher geglaubt, dass lösliche Kalksalze zur Fibrinbildung wie bei der Caseïngerinnung nöthig und dass das Fibrin eine Verbindung des Fibrinogens mit Kalk sei. Neuerdings hat sich aber gezeigt, dass die löslichen Kalksalze wahrscheinlich nur die Bildung des Gerinnungsferments befördern, und dass die Anwesenheit von löslichen Kalksalzen nicht nöthig ist zur Gerinnung,

wenn das Blut schon Ferment enthält. Die Gerinnungsfähigkeit des Blutes kann auch aufgehoben werden durch intravasculäre Injection von Proteosen oder von Blutegelextract.

Die Bedeutung der Gerinnung liegt darin, dass eine Blutung aus kleineren verletzten Gefässen durch die Gerinnung des ausgetretenen Blutes schnell gestillt wird, indem das Gerinnsel die Oeffnung der Gefässe verstopft. Bei der Bluterkrankheit gerinnt das Blut nicht, daher treten hier leicht lebensgefährliche Blutungen auf.

2. Aetherextractivstoffe: Fette, Cholesterin, Cholesterinfettsäureesther, Lecithin (etwa 0,5 %). Das Aetherextract ist nach Nahrungsaufnahme etwas grösser, als bei Nüchternheit.

3. Kohlehydrate, und zwar Traubenzucker (0,1—0,2 %). In Form des Traubenzuckers werden die Kohlehydrate durch's Blut im Körper von einem Orte zum anderen transportirt.

4. Endproducte des Stoffwechsels (Harnstoff, Harnsäure, Kreatin, Xanthin, Milchsäure und andere) in kleinen Mengen.

5. Salze (0,8 %), hauptsächlich Kochsalz (0,6 %) und neutrales und saures Natriumcarbonat, in geringerer Menge saures Calciumcarbonat, Magnesiumsulfat.

Blutanalyse.

Körperchen: 40 Theile von Hundert		Plasma: 60 Theile von Hundert	
Wasser	65 %	Wasser	91 %
Feste Stoffe	35 „	Feste Stoffe	9 „
Hämoglobin Eiweiss	33 „	Eiweiss (Albumin, Globulin, Fibrinogen)	7,7 „
Lecithin Cholesterin Fette	1,2 „	Fette, Seifen Cholesterin, Lecithin Zucker Endproducte des Stoffwechsels	0,5 „
Salze (besonders Kalisalze).	0,8 „	Salze (besonders Natriumsalze).	0,8 „

Ueber den Gasgehalt des Blutes siehe das folgende Kapitel.

Kapitel III. **Die Blutgase und die Chemie der Athmung.**

§ 1. **Die Blutgase.**

Zur Blutgasanalyse bringt man das körperwarme Blut in einen luftleeren Raum; die Gase entweichen dann in den luftleeren Raum, können danach aufgefangen und analysirt werden. Zur Erzeugung des Vacuums bei der Blutgasanalyse bedient man sich der Quecksilberluftpumpe.

An Gasen enthält das Blut Sauerstoff, Kohlensäure und Stickstoff.

Der **Sauerstoff** ist nur zu einem sehr geringen Theil physikalisch gelöst, grösstentheils chemisch gebunden, und zwar an das Hämoglobin zu Oxyhämoglobin. Der Sauerstoff muss chemisch gebunden im Blute sein, weil der Sauerstoffgehalt des Blutes nicht proportional dem über dem Blute lastenden Partiardruck [1]) des Sauerstoffes ist, was bei physikalischer Lösung der Fall sein müsste.

Das Oxyhämoglobin ist eine leicht dissociirbare Verbindung, die bei der Dissociation ihren Sauerstoff abgiebt.

Bei einer dissociirbaren Verbindung, bei der durch die Dissociation ein gasförmiger Bestandtheil entsteht, ist der Dissociationsgrad abhängig von der Temperatur und dem über der Verbindung lastenden Partiardruck des Gases. Im Vacuum wird körperwarmes Oxyhämoglobin vollständig dissociirt (nicht aber bei 0°); im Uebrigen wächst der Gehalt einer Hämoglobinlösung an chemisch gebundenem Sauerstoff mit dem Partiardruck des Sauerstoffs, aber nicht proportional wie bei einfacher Absorption des Sauerstoffs durch die Lösung.

Die **Kohlensäure** des Blutes ist auch nur zu einem geringen Theil physikalisch absorbirt, grösstentheils chemisch gebunden an die Alkalien des Blutplasma (hauptsächlich zu Natriumbicarbonat, in geringer Menge auch zu sauerem Calciumcarbonat). Die Blutkörperchen enthalten auch Kohlensäure in leicht dissociirbarer Form gebunden, wahrscheinlich an Hämoglobin oder an Alkaliphosphate, denn das Gesammtblut enthält mehr Kohlensäure, als der entsprechende Antheil des Plasma.

In's Vacuum entweicht die Kohlensäure des Blutes ganz, weil im Blute Substanzen von schwach saurem Character sind, die bei geringem Partiardruck der Kohlensäure diese aus ihren Verbindungen mit dem Alkali austreiben. Solche Substanzen sind die Serumeiweissstoffe und das Hämoglobin.

Der Stickstoff ist im Blute nur physikalisch gelöst.

Der Gehalt des Blutes an Gasen ist:

	a) Arterielles Blut:	b) Venöses Blut:
Sauerstoff . . .	19,2 Volumprocent	11,9 Volumprocent
Kohlensäure . .	39,5 "	45,3 "
Stickstoff . . .	2,7 "	2,7 "

---

[1]) In einem Gasgemenge ist der Partiardruck eines der Gase der Antheil am Gesammtdruck, den das betreffende Gas für sich allein ausübt.

Die Gasvolumina sind für 0° C. Temperatur und 760 mm Hg Druck angegeben. Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes entspricht noch nicht dem maximalen möglichen. Durch lebhafte künstliche Respiration kann der Sauerstoffgehalt auf etwa 23 % steigen. Der Kohlensäuregehalt des venösen Blutes beträgt noch nicht die Hälfte des maximalen möglichen.

Die Spannung eines Blutgases kann angegeben werden durch den Partiardruck dieses Gases im Raum über dem Blute, der nöthig ist, um den Gehalt des Blutes an dem betreffenden Gas constant zu erhalten. Die Spannung beträgt:

	a) im arteriellen Blut	b) im venösen Blut
Sauerstoff .	29,6 mm Quecksilbersäule	21,0 mm Quecksilbersäule
Kohlensäure	22,0 „ „	41,0 „ „

Die verschiedene Färbung des arteriellen und venösen Blutes ist durch den verschiedenen Sauerstoffgehalt bedingt. Auch künstlich lässt sich arterielles Blut durch Sauerstoffentziehung (Schütteln mit sauerstofffreien Gasen) dunkelroth machen, venöses durch Schütteln mit Sauerstoff hellroth.

Der verschiedene Kohlensäuregehalt des arteriellen und venösen Blutes bedingt ferner noch Unterschiede in folgender Art: Nimmt das Blut Kohlensäure auf, so wird

1. sein Serum concentrirter, weil die rothen Blutkörperchen durch Wasseraufnahme aus dem Serum quellen,
2. der Grad der Alkalescenz des Serums grösser (er kann verdoppelt sein), weil durch die Massenwirkung der Kohlensäure aus dem Kochsalz Salzsäure frei gemacht wird, die in die Blutkörperchen übergeht, während Alkalicarbonat zurückbleibt. Bei der Arterialisirung findet der umgekehrte Vorgang statt.

Das venöse Blut findet sich in den Venen (ausser Lungenvenen), dem rechten Herzen und der Lungenarterie, das arterielle Blut in den Arterien (ausser Lungenarterie), dem linken Herzen und den Lungenvenen. Die Umwandlung des venösen Blutes in das arterielle geschieht also durch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe in den Lungen: Lungenathmung. Die Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse geschieht durch Sauerstoffabgabe und Kohlensäureaufnahme in den Geweben: Gewebsathmung.

§ 2. **Die Lungenathmung.**

Die Ein- und Ausathmungsluft enthält an Gasen:

	a) Inspirationsluft	b) Exspirationsluft
Stickstoff	79 Volumprocent	80 Volumprocent
Sauerstoff	21 „	16 „
Kohlensäure	0,04 „	4,0 „

Der Partiardruck bei 760 mm Hg Barometerstand beträgt:

	a) Inspirationsluft	b) Exspirationsluft
Sauerstoff .	150 mm Quecksilbersäule	122 mm Quecksilbersäule
Kohlensäure	0,3 „ „	30 „ „

Es ist also der Partiardruck des Sauerstoffs in der Inspirationsluft grösser, als seine Spannung im venösen Blut, der der Kohlensäure kleiner. Desshalb erfolgt der Gasaustausch so, dass Sauerstoff aus der Inspirationsluft in das venöse Blut aufgenommen, Kohlensäure von dem Blut an die Lungenluft abgegeben wird.

Der Gasaustausch zwischen Blut und Lungenluft erfolgt durch Gasdiffusion durch die Alveolen- und Capillarwände hindurch.

Nach Angabe einiger Autoren soll das Lungenparenchym sich noch activ an der Abgabe der Kohlensäure betheiligen (wie die Drüsenzellen an der Secretion des Drüsensecrets). Dies ist jedoch höchst zweifelhaft.

Der niedrigste Barometerstand, bei dem die Athmung des ruhenden Körpers noch ungestört erfolgen kann, beträgt etwa 350 mm Quecksilbersäule.

Der in's Blut aufgenommene Sauerstoff wirkt insofern auf den Gasaustausch noch günstig, als durch ihn die Kohlensäurespannung erhöht wird. Das beruht darauf, dass das Oxyhämoglobin stärker sauren Character hat, als das reducirte Hämoglobin.

Der **respiratorische Quotient,** $\frac{CO_2}{O_2}$, ist das Volum der in der Exspirationsluft ausgeschiedenen Kohlensäure dividirt durch das Volum des aus der Inspirationsluft aufgenommenen Sauerstoffs.

Dieser Quotient ist meist kleiner als 1, weil der aufgenommene Sauerstoff nicht nur zur Oxydation des durch die Lungen ausgeschiedenen Kohlenstoffs, sondern ein Theil zu anderen Oxydationen (Bildung von Wasser etc.) verwendet wird. Näheres über die Grösse des respiratorischen Quotienten unter verschiedenen Bedingungen siehe Kapitel XII. Gesammtstoffwechsel.

Ausser durch die Lungen wird auch durch die Haut Kohlensäure gasförmig ausgeschieden (sogenannte insensible Perspiration), freilich nur in geringer Menge (8,4 g pro Tag).

§ 3. **Die Gewebsathmung**

besteht darin, dass vom Blut in den Capillaren Sauerstoff an die Gewebe abgegeben, Kohlensäure aufgenommen wird. Die Sauerstoffabgabe kann erfolgen, weil die Sauerstoffspannung der Gewebe wegen der Sauerstoffzehrung gleich 0 ist. Die Kohlensäure, die bei den Verbrennungen in den Geweben entsteht, häuft sich dort so an, dass ihre Spannung grösser ist, als die des arteriellen Blutes, und sie daher in's Blut übergehen muss.

Die physiologischen Verbrennungen, bei denen der Sauerstoff des Blutes verbraucht und die Kohlensäure gebildet wird, finden nicht in dem Blute der Capillaren selbst statt, sondern ausserhalb der Capillaren in den Geweben aus folgenden Gründen:

1. Die Grösse der physiologischen Verbrennungen ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Blutgehalt des Körpers. Warmblüter zeigen nach erheblichen Aderlässen keine Veränderung der Grösse der Sauerstoffzehrung und Kohlensäurebildung, und bei Kaltblütern (Frosch) können sogar die physiologischen Verbrennungen weiter vor sich gehen, wenn bei ihnen alles Blut entzogen und verdrängt ist durch physiologische Kochsalzlösung, die man in das Gefässsystem einspritzt.

2. Würden die Verbrennungsprocesse, auf denen die Contraction und die Leistungen der thätigen Muskeln beruhen, in dem Capillarblut der Muskeln stattfinden, so würde die Muskelfaser ihre Arbeit leisten, indem sie die Wärme, die ihr aus dem Blute zugeführt werden würde, in mechanische Arbeit verwandelte. Durch Erwärmen der Muskelfasern kann man aber nicht so kräftige Contractionen erzielen, wie bei der physiologischen Erregung, falls man nicht Temperaturen anwendet, die das Leben der Muskelfaser vernichten (siehe Wärmestarre, Kapitel XIV). Ueberdies lassen sich Muskeln, aus deren Gefässen das Blut mit physiologischer Kochsalzlösung ausgespült ist, ja sogar isolirte Muskelfasern durch Erregung in Contraction bringen.

Kapitel IV. **Blutbewegung.**

§ 1. Allgemeine Sätze.

1. Damit das Blut seine Aufgabe, als Vermittler des Stoffverkehrs zwischen den Organen des Körpers zu dienen, erfüllen kann, muss es in dem Gefässsystem, in dem es sich befindet, bewegt werden.

2. Das Blut strömt aus der linken Herzkammer durch Aorta und Körperarterien zu den Capillaren, von da durch die Venen und den rechten Vorhof zur rechten Herzkammer, von da durch die Lungenarterie, -capillaren und -venen zum linken Vorhof und zur linken Herzkammer zurück. (Harvey, 1628.)

Die Vena portae, die aus den Capillaren der Baucheingeweide hervorgeht, verzweigt sich in der Leber nochmals in Capillaren, die dann in die Lebervenen übergehen.

3. Ursache der Blutbewegung ist die Verschiedenheit des Blutdrucks in verschiedenen Gefässbezirken. Das Blut wird von den Orten höheren Drucks zu denen niederen Drucks getrieben.

4. Die Druckunterschiede werden geschaffen durch die rhythmisch sich contrahirenden Herzkammern, die einerseits bei ihrer Contraction (Systole) ihren Inhalt in die Aorta und Lungenarterie entleeren und dort den Druck vergrössern, anderseits bei ihrer Erschlaffung (Diastole) Blut aus den Vorhöfen und Venen in sich aufnehmen.

5. Die Klappenventile des Herzens verhindern den Rücktritt des Blutes aus den Herzkammern in die Venen und aus den Arterien in die Kammern und bedingen so die Strömung des Blutes nur in einer Richtung.

§ 2. Das Herz.

1. Bau des Herzens.

Das Herz ist ein Hohlraum mit muskulöser Wandung, der durch eine Scheidewand in zwei Höblen, eine linke und eine rechte getheilt wird. Jede Höhle besteht aus dem dünnwandigen Vorhof (Atrium) und der dickwandigen Kammer (Ventrikel). Die Muskelfasern umgeben die Hohlräume in verschiedener Richtung, theils mehr weniger schräg longitudinal, theils circulär, theils in Achtertouren gerichtet; ihre Anordnung ist sehr verwickelt. Die Muskelfasern der rechten und linken Ventrikelwand hängen unter einander zusammen, ebenso die der rechten und linken Vorhofwand. Dadurch ist es bedingt, dass in der Regel beide Ventrikel sich gleichzeitig contrahiren und ebenso beide Vorhöfe.

An der Grenze des Vorhofes und der Kammern sind innen befestigt die Atrioventricularklappen, rechts drei grosse (tricuspidalis), links zwei (bicuspidalis) in die Ventrikel hineinragende Membranen, an deren freiem Rande die Chordae tendineae befestigt sind, die durch die Musculi papillares mit der Ventrikelwand zusammenhängen.

An der Grenze zwischen Kammer und Aorta resp. Lungenarterie befinden sich je drei taschenförmige Semilunarklappen; die Oeffnung der Taschen sieht nach den Arterien hin.

2. Eigenschaften des Herzmuskels.

Zur Untersuchung der physiologischen Eigenschaften des Herzmuskels eignet sich besonders die abgetrennte Herzspitze des Frosches, weil diese frei von Ganglienzellen ist.

Die Muskelfasern des Herzens sind quergestreift, unterscheiden sich aber von den quergestreiften Skeletmuskeln durch

a) ihren Bau: Die Herzmuskelfasern sind verzweigt, und die Zweige verschiedener Fasern sind mit einander verwachsen;

b) ihre Function:
   α) Ein Reiz ruft, sofern er überhaupt wirksam ist, immer eine maximale Zuckung des Herzmuskels hervor, während der Skeletmuskel untermaximale Zuckungen bei schwacher Reizung liefert.
   β) Der Herzmuskel ist nicht tetanisirbar. Reizt man den Herzmuskel dauernd, z. B. durch einen constanten Strom, oder durch tetani-

sirende Inductionsströme, so tritt nicht, wie beim Skeletmuskel, ein glatter Tetanus auf, sondern der Herzmuskel vollführt dann rhythmisch einzelne Zuckungen, die höchstens zu einem unvollkommenen Tetanus (unregelmässigem Wühlen und Wogen des Muskels) verschmelzen.

γ) Der Herzmuskel ist während seiner Contraction vom Beginn bis zum Maximum der Verkürzung unerregbar (refractär), d. h. ein Reiz, der ihn in diesem Stadium trifft, ist wirkungslos. Im Stadium der Erschlaffung ist der Herzmuskel wieder erregbar; trifft ihn in diesem Stadium ein Reiz, so entsteht eine neue Contraction, die um so grösser ist, je später in diesem Stadium die Reizung erfolgt.

Wenn bei einem selbstständig rhythmisch schlagenden Herzen durch künstliche Reizung während der Diastole eine solche „Extracontraction" erzeugt wird, so ist die auf die Extracontraction folgende Pause bis zum Beginn der nächsten selbstständigen Contraction länger, als die gewöhnliche Pause zwischen zwei selbstständigen Contractionen. Die verlängerte Pause wird compensatorische Pause genannt.

Die physiologische Contraction des Herzmuskels besteht in einzelnen Zuckungen, die auf einander in bestimmtem Rhythmus folgen. S y s t o l e nennt man die Zusammenziehung, D i a s t o l e die darauf folgende Erschlaffung des Herzmuskels.

Die Contraction des Herzens beginnt an der Stelle der Einmündung der Venen in den Vorhof und geht von da zunächst auf die Vorhofwand, dann auf die Ventrikelwand über. Während der Systole der Vorhöfe sind die Kammern in Diastole und umgekehrt. Die Systole der Kammern folgt unmittelbar auf die der Vorhöfe; auf die Kammersystole folgt eine Pause bis zum Beginn der nächsten Vorhofsystole.

Die Systole der Vorhöfe dauert etwa 0,16 Sec., die der Kammern 0,3 Sec., die Pause 0,4 Sec. Die Zahl der Herzcontractionen in einer Minute beträgt beim Erwachsenen im Mittel 70 (individuelle Verschiedenheiten kommen vor), bei Kindern mehr (im ersten Lebensjahr 134); sie wird leicht verändert, z. B. vergrössert durch Temperaturerhöhung (Fieber), Muskelanstrengung, nach Nahrungsaufnahme, hängt auch von Gemütsbewegungen ab.

Die Contraction der Ventrikel- resp. Vorhofwand erfolgt nicht an allen Puncten gleichzeitig, sondern breitet sich in den Muskelfasern aus, wie die Contractionswelle in der Faser des Skeletmuskels. Bewiesen wird dies durch die Thatsache, dass die elektrischen Phänomene der Erregung des Herzmuskels nicht an allen Puncten gleichzeitig auftreten, so dass es gelingt, Actionsströme des Herzens, gerade so wie beim quergestreiften Skeletmuskel nachzuweisen (siehe Kapitel XIV: „Allgemeine Muskelphysiologie"). Aus den Ergebnissen der elektrischen Phänomene ist zugleich zu schliessen, dass die Herzcontraction einer Z u c k u n g und nicht einem kurzen Tetanus entspricht.

U r s a c h e d e r p h y s i o l o g i s c h e n H e r z t h ä t i g k e i t: Das Herz trägt die Vorrichtungen, die es zu rhythmischer Thätigkeit an-

regen, in sich selbst, denn es schlägt sogar noch einige Zeit hindurch weiter, wenn es gleich nach dem Tode ganz aus dem Körper ausgeschnitten wird. Der Reiz, der diese Vorrichtungen erregt, muss in den normalen Lebensbedingungen gegeben sein, seine Natur ist jedoch unbekannt.

Es ist noch unentschieden, ob der Herzmuskel direct durch den normalen Reiz erregt wird oder durch Vermittlung der Ganglienzellen, die in der Herzwand liegen.

Beim Säugethierherzen liegen Ganglienzellenhaufen in der Atrioventriculargrenze, in der Vorhofscheidewand und nahe der Einmündung der oberen Hohlvenen in den Vorhof.

Das embryonale Herz hat keine Ganglienzellen und schlägt doch rhythmisch; hier liegt die Ursache der rhythmischen Thätigkeit also sicher im Muskel selbst.

Ueber den Einfluss des Centralnervensystems auf die Herzthätigkeit siehe S. 65.

3. Die Blutbewegung im Herzen.

a) In der Kammer:

Durch die Kammersystole wird der Hohlraum der Kammer verkleinert, das darin befindliche Blut wird ausgepresst in die Aorta resp. Pulmonalarterie. Ganz entleeren sich die Kammern bei der Systole nicht, da auch bei stärkster Contraction die Herzhöhlen nicht vollständig verschwinden.

Die Atrioventricularklappen werden während der Kammersystole geschlossen, so dass das Blut nicht in die Vorhöfe zurückfliessen kann. Sie flottiren während der Diastole im Blute. Wird durch die Systole der Druck in der Kammer erhöht, so staut sich das Blut hinter den Klappen und drückt sie mit ihren Innenrändern gegen einander, so dass ein vollständiger Verschluss entsteht. Die Klappen stülpen sich nicht in den Vorhof um, weil sie an den Chordae tendineae und den Papillarmuskeln, die sich mit der Ventrikelwand gleichzeitig contrahiren, befestigt sind.

Der Klappenschluss scheint so schnell auf den Beginn der Systole zu folgen, dass gar kein Blut in den Vorhof zurückfliessen kann.

Während der Kammerdiastole fliesst das Blut nicht aus den Arterien zurück, weil es sich in den Taschen der Semilunarklappen staut und dadurch diese mit ihren Innenflächen aneinanderdrückt und schliesst. Der Druck in der Kammer wird bei der Diastole negativ und geringer als der im Vorhof, so dass jetzt das Blut aus dem Vorhof in die Kammer strömt, nachdem es die Atrioventricularklappen geöffnet hat.

b) In den Vorhöfen:

Die Vorhöfe stellen einen Hohlraum dar, dessen Lumen durch die Contraction der Vorhofwand verändert werden kann, und der dadurch sich anpasst dem jeweiligen Füllungszustand. Während der Kammersystole, wo kein Blut aus dem Vorhof in die Kammer treten kann, ergiesst sich das Blut aus den Venen in den sich erweiternden Vorhof ohne Stauung weiter. Wenn das Blut dann während der Kammerdiastole in den Ventrikel strömt, passt sich der Vorhof der Verminderung seines Inhaltes durch Verengerung seines Lumens an. Die Contraction der Vorhöfe ist also kein actives Moment für die Blutbewegung, sondern dient dazu, die Strömung in den Venen gleichmässig zu gestalten.

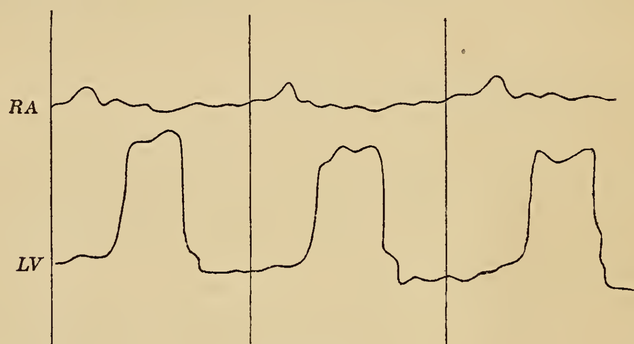


Fig. 1.
Curven der Druckänderung im Herzen (nach Chauveau und Marey).
RA: Curve des rechten Vorhofs. LV: Curve des linken Ventrikels.

4. Der Druck im Herzen.

Zur Bestimmung der Druckänderungen bei Thieren schiebt man lange Kanülen entweder von einer grossen Halsvene aus bis in den rechten Vorhof, resp. Ventrikel, oder von der Carotis aus bis in die linke Kammer vor, und verbindet die Kanüle aussen mit einer druckmessenden Vorrichtung (Manometer, Quecksilbermanometer von Ludwig, Flachfedermanometer von Fick, Hürthle und Anderen).

In der Kammer steigt der Druck bei Beginn der Systole plötzlich stark an, bis auf etwa 200 Millimeter Quecksilbersäule, bleibt während der Systole auf der Höhe und sinkt zu Beginn der Diastole plötzlich auf seinen tiefsten Werth (einige mm Quecksilbersäule unter dem Atmosphärendruck); hierauf steigt er ein wenig, offenbar entsprechend der Anfüllung des erschlafften Ventrikels mit Blut, bis zu dem Augenblick, wo die neue Systole beginnt (Fig. 1 LV).

Anspannungs- oder Verschlusszeit heisst die Zeit vom Beginn der Kammersystole (resp. Schluss der Atrioventricularklappen) bis zur Er-

öffnung der Semilunarklappen; sie beträgt 0,05—0,1 Sec. Man kann sie bei Thieren bestimmen dadurch, dass man den Druck in der linken Kammer und der Aorta gleichzeitig registrirt, weil die Semilunarklappen in dem Moment sich öffnen, wo der Kammerdruck grösser als der Aortendruck wird. Beim Menschen hat man die Verschlusszeit aus dem Vergleich der Spitzenstoss- und Pulscurve ermittelt.

Austreibungszeit ist die Zeit von der Eröffnung bis zum darauf folgenden Schluss der Semilunarklappen, während der der Kammerdruck grösser als der Aortendruck ist; sie beträgt 0,18—0,20 Sec.

In den Vorhöfen sind die Druckschwankungen bedeutend kleiner, als in der Kammer; bei der Vorhofsystole steigt der Druck auf höchstens 20 mm Quecksilbersäule.

5. Die Herztöne

sind durch die Herzcontraction bedingte Töne, die man hört, wenn man das Ohr auf die Brustwand auflegt.

Der erste Herzton, der bei der Ventrikelsystole entsteht, ist dumpf, hält so lange an, wie die Systole und ist über dem Ventrikel am stärksten zu hören. Er beruht auf dem Muskelton (siehe Kapitel XIV), sowie auf Schwingungen der Atrioventricularklappen, die durch die plötzliche systolische Anspannung hervorgebracht werden; er ist auch am blutleeren Herzen, das noch schlägt, zu hören.

Der zweite Herzton ist kurz, hell, am lautesten über der Aorta zu hören; er beruht auf Schwingungen der Semilunarklappen, die durch die plötzliche Anspannung der Klappen beim Schluss hervorgebracht werden.

6. Der Herzstoss

oder Spitzenstoss ist ein synchron der Herzcontraction erfolgender Vorstoss einer Stelle im 4. oder 5. Intercostalraum links, etwa drei Finger breit vom Brustbeinrand entfernt; er kommt hauptsächlich dadurch zu stande, dass der stark gespannte contrahirte Herzmuskel an dieser Stelle die Weichtheile des Intercostalraumes etwas vordrängt, während bei erschlafftem nachgiebigem Herzen diese Weichtheile durch den äusseren Luftdruck etwas eingedrückt werden.

Andere Momente, die beim Entstehen des Herzstosses im Spiele sein sollen, sind: Die Aufrichtung der Herzspitze nach oben bei der Systole, der Rückstoss des Herzens nach vorn unten bei der systolischen Austreibung des Blutes nach hinten oben, die Dehnung der sich füllenden Arterienstämme, an denen das Herz hängt, und die Aufwindung der spiraligen Drehung der Arterienstämme.

Setzt man auf die Stelle des Herzstosses eine Pelotte auf, die durch den Herzstoss bewegt wird und deren Bewegung übertragen wird auf einen Zeichenhebel, so zeichnet der Hebel eine Curve, Kardiogramm genannt. Das Kardiogramm hat Aehnlichkeit mit der Druckcurve des Herzens, weil es im Wesentlichen bedingt ist durch die Anspannung

des Herzmuskels; beide Curven sind aber nicht ganz identisch, weil das Kardiogramm in Wirklichkeit eine combinirte Druck- und Volumcurve darstellt.

7. Die Arbeitsleistung des Herzens.

Die Arbeit, die das Herz bei einer Systole leistet, ist gleich dem Product der bewegten Last und der Druckhöhe, auf die die Last gedrückt wird. Die bewegte Last ist das Gewicht des Blutvolums, das bei einer Systole aus dem Herzen ausgetrieben wird, oder des Schlagvolums; es beträgt etwa 66 ccm, sein Gewicht rund 0,07 kg. Die Druckhöhe ist gleich dem Blutdruck in der Aorta, resp. Pulmonalarterie. In der Aorta ist der Druck etwa 150 mm Quecksilbersäule, d. s. rund 2 m Blutsäule, in der Pulmonalarterie etwa ein Drittel des Aortendrucks. In einer Systole leistet der linke Ventrikel daher eine Arbeit von 0,07 . 2, d. s. 0,14 Kilogrammmeter, der rechte 0,047. Im Ganzen leistet das Herz in 24 Stunden rund 18000 Kilogrammmeter Arbeit.

Das Schlagvolum wird übrigens von manchen Autoren grösser angegeben (bis zu 180 ccm), und dementsprechend auch die Arbeitsleistung.

Nicht eingerechnet ist hier die Arbeit, die das Herz leistet dadurch, dass es dem ausgetriebenen Blute eine gewisse Bewegungsgeschwindigkeit (rund 0,3 m Wegstrecke pro Secunde), also lebendige Kraft ertheilt, weil diese Arbeit verschwindend klein ist gegenüber der Arbeit, die zur Ueberwindung des Blutdrucks geleistet werden muss; erstere beträgt noch nicht 1 % der letzteren.

§ 3. Die Blutbewegung in den Gefässen.

1. Der Blutdruck in den Gefässen.

Der Blutdruck ist der in den Gefässen herrschende Druck des Blutes auf die Gefässwand, der die Spannung der Gefässwand bewirkt.

Der Blutdruck wird an grösseren Gefässen von Thieren gemessen durch Einbinden von Kanülen in die Gefässe, die man mit einem registrirenden Manometer verbindet. Auch beim Menschen kann er an oberflächlich unter der Haut liegenden Gefässen bestimmt werden; er ist gleich dem Druck, der nöthig ist, um das betreffende Gefäss gerade zuzudrücken. Der Capillarblutdruck ist gleich dem Druck, der nöthig ist, um die Capillaren zusammenzudrücken. Man bestimmt ihn, indem man ein Glasplättchen auf eine durch Capillaren geröthete Hautstelle drückt, bis die Hautstelle blass wird.

Der Blutdruck ist in verschiedenen Gefässbezirken verschieden gross. Die Druckdifferenzen werden durch die Herzthätigkeit geschaffen und sind Ursache der Blutbewegung. Jedes Bluttheilchen wird getrieben von dem Orte höheren Drucks zu dem Orte niedrigeren Drucks.

Der mittlere Blutdruck nimmt auf dem Wege von der Aorta, resp. Pulmonalarterie durch die Arterien, Capillaren, Venen zum rechten resp. linken Vorhof stetig ab. Das Blut muss daher in dieser Richtung strömen.

In der Aorta beträgt der mittlere Blutdruck etwa 150 mm Quecksilbersäule mehr als der Atmosphärendruck, in den grösseren Arterien 110—120 mm, in den Capillaren 24—54 mm, in den Venen ist er sehr gering, er beträgt hier nur wenige Millimeter; ja in den grossen Venen im Thorax und in der Nähe des Thorax kann er sogar einige Millimeter negativ werden, d. h. kleiner als der Atmosphärendruck, so dass beim Anschneiden dieser Gefässe kein Blut aus den Gefässen ausfliesst, sondern Luft in die Gefässe eindringt. Die Ursache des negativen Drucks in den Venen ist in dem negativen Druck zu suchen, der im Thoraxraum herrscht (siehe Kapitel V: Athembewegungen), und der durch die Inspiration verstärkt wird.

In der Lungenarterie beträgt der Blutdruck etwa ein Drittel des Aortendrucks.

Der Blutdruck in den Arterien zeigt periodische Schwankungen, die durch die Herzthätigkeit bewirkt sind und die man **Puls** nennt. Jedesmal nämlich, wenn durch die Kammersystole ein gewisses Blutvolum plötzlich in die Aorta, resp. Pulmonalarterie eingepresst wird, entsteht dort eine plötzliche Zunahme, danach, während der Diastole in Folge des Ausströmens des Blutes nach den Capillaren hin, eine langsamere Abnahme des Drucks. Diese periodische Druckerhöhung pflanzt sich als **Welle** durch das ganze arterielle System fort.

Die pulsatorischen Druckschwankungen sind am grössten in der Aorta, wo sie die Hälfte des mittleren Druckes betragen können; sie werden kleiner in den peripherwärts gelegenen Arterien. In den Capillaren und Venen ist der Puls normaler Weise nicht mehr zu erkennen.

Capillarpuls kommt bei abnorm geringer Füllung des Blutgefässsystems vor.

Die Geschwindigkeit der Fortleitung der Pulswelle (nicht zu verwechseln mit der Blutbewegungsgeschwindigkeit) kann bestimmt werden, wenn man die Zeit bestimmt, die vom Beginn des Spitzenstosses bis zum Auftreten des Pulses in einer peripheren Arterie vergeht. Sie beträgt etwa 6 m in 1 Sec.; sie hängt ab von Spannung und Elasticität der Arterienwand.

Die Länge der Pulswelle beträgt etwa 1,5 m.

Setzt man auf eine Arterie einen Fühlhebel auf, der durch die pulsirende Arterie bewegt wird und dessen Bewegungen in irgend einer Weise auf einen die Bewegung vergrössernden Schreibhebel übertragen werden, so zeichnet der Schreibhebel eine Curve, Pulscurve oder Sphygmogramm, die genauere Auskunft über den Verlauf des Pulses giebt. Apparate zur Aufzeichnung des Pulses heissen Sphygmographen.

Die Pulscurve (Fig. 2) steigt erst steil an und sinkt dann langsamer zur Abscissenachse zurück. Im absteigenden Schenkel kommt regelmässig eine kleine Erhebung vor, die **Dikrotismus** heisst; sie ist zweifellos durch Vorgänge beim Schlusse der Semilunarklappen bedingt, doch ist die Art ihrer Entstehung im Einzelnen noch fraglich. Oft zeigen sich im absteigenden Schenkel noch einige kleinere Zäckchen, die durch Reflexionen der Pulswelle an verschiedenen Stellen des arteriellen Systems bedingt sein sollen.

Der Blutdruck zeigt ferner periodische Schwankungen, die synchron den Athembewegungen sind; er sinkt bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Dies ist hauptsächlich dadurch bedingt, dass bei der Inspiration der Druck im Thoraxinneren, mithin auch in den im Thorax gelegenen Gefässen sinkt, bei der Exspiration steigt. Bei der Inspiration füllen sich die Gefässe in der Brusthöhle daher mehr mit Blut, als bei der Exspiration.

Im Uebrigen hängen die Grösse des Blutdrucks und seine pulsatorischen Schwankungen ab von dem Füllungszustand des Gefäss-



Fig. 2.
Pulscurve der Arteria radialis.

systems, von der Stärke des Tonus der Gefässwandmuskulatur und von der Grösse des in der Zeiteinheit aus dem Herzen in die Arterien gepressten Blutvolums.

2. Geschwindigkeit der Blutbewegung.

Das Blut strömt in den Arterien mit periodisch beschleunigter Geschwindigkeit (entsprechend dem stossweisen Eintreten des Blutes in die Aorta), in den Capillaren und Venen gleichmässig. Der Uebergang der stossweisen Bewegung des Blutes der Arterien in die gleichmässige Bewegung in den Capillaren ist bedingt durch die Elasticität der Arterienwände. In Gefässen mit unelastischer Wand müsste jede Systole die ganze Blutsäule vor dem aus dem Herzen ausgepressten Blute herschieben. In Gefässen mit elastischer Wand wird die Triebkraft der Systole nicht sofort und unmittelbar in Strömungsarbeit umgesetzt, sondern erst in verstärkte Spannung der elastischen Wand, und die so aufgespeicherte Triebkraft setzt sich dann allmählich in Strömungsarbeit um. Dadurch wird der Strom zu einem continuirlichen.

Die Umsetzung der stossweisen Bewegung in eine continuirliche geschieht also nach demselben Principe, nach dem durch den Windkessel der Feuerspritze das periodisch in die Spritze eintretende Wasser von der comprimirten Luft in continuirlichem Strahle ausgepresst wird.

Die mittlere Geschwindigkeit nimmt auf dem Wege von den Arterien zu den Capillaren ab, von den Capillaren zu den Venen wieder zu. In grossen Arterien beträgt sie 200—400 mm in 1 Sec.; in den Capillaren 0,6—0,8 mm, in den grossen Venen ist sie nur wenig geringer, als in den Arterien.

Ursache dieser Unterschiede ist die verschiedene Grösse des Gesammtquerschnitts der einzelnen Gefässbezirke. Durch jeden Gesammtquerschnitt des Gefässsystems müssen in gleichen Zeiten gleiche Flüssigkeitsmengen gehen, damit der Strom stationär ist und das Blut sich nicht an einer Stelle staut. Nun ist der Querschnitt der Aorta und der der grossen Venen viel kleiner, als der Gesammtquerschnitt sämmtlicher Capillaren. Da die Geschwindigkeit gleich dem in einer Secunde durchgeflossenen Volum dividirt durch den Querschnitt ist, so ergiebt sich, dass die Geschwindigkeit in den Arterien und Venen grösser sein muss, als in den Capillaren.

Man bestimmt die Geschwindigkeit in grösseren Gefässen von Thieren dadurch, dass man das Gefäss durchschneidet und zwischen die beiden Schnittenden einschaltet eine hinreichend weite Röhre, deren Inhalt genau bestimmt ist. Das Blut muss nun durch die Röhre fliessen, um von dem einen Schnittende zum anderen hin zu kommen. Man bestimmt die Zeit, die vergeht, vom Eintritt des Blutes in die Röhre bis zum Austritt aus derselben. Die Röhre wird vor dem Versuch gefüllt mit einer indifferenten Flüssigkeit, die von dem eintretenden Blute in das Gefässsystem hinein verdrängt wird. Nach diesem Principe ist gebaut der Hämodromograph von Volkmann, ähnlich, wenn auch complicirter, die Stromuhr von Ludwig.

In den Capillaren kann man bei mikroskopischer Beobachtung (z. B. der Froschschwimmhaut) direct die Wegstrecke messen, durch die ein Blutkörperchen in bestimmter Zeit hindurchgeht.

Die pulsatorischen Aenderungen der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes in den Arterien lassen sich untersuchen mittelst des Plethysmographen, eines Apparates, der die pulsatorische Volumänderung einer Extremität registrirt. Die Volumänderungen müssen bedingt sein durch die periodische Verstärkung und Verminderung des Blutzuflusses durch die Arterien in die Extremität, weil der Blutabfluss durch die Venen gleichmässig vor sich geht.

3. Die Reibungswiderstände für die Blutbewegung.

Die bewegende Triebkraft hat bei der Blutbewegung die Widerstände zu überwinden, die durch die Reibung der bewegten Bluttheilchen an einander und an der Gefässwand entstehen. Der Reibungswiderstand hat zur Folge, dass in einem Querschnitt durch ein Blutgefäss nicht alle Bluttheilchen sich mit gleicher Geschwindigkeit, sondern die in der Mitte gelegenen am schnellsten, die an der Gefässwand gelegenen fast gar nicht bewegen.

In dem stärkeren axialen Strom strömen vorwiegend die specifisch schwereren körperlichen Bestandtheile des Blutes, die rothen

Blutkörperchen, in dem schwächeren Randstrom die specifisch leichteren Leucocyten.

4. Beziehung zwischen Blutdruckgefälle, Strömungsgeschwindigkeit und Widerstand.

Die Triebkraft wird verbraucht für Strömungsarbeit und Ueberwindung der Widerstände; ihr Verbrauch ist um so grösser, je grösser die Strömungsarbeit und der überwundene Widerstand ist. Die Grösse des Verbrauchs an Triebkraft in einer Gefässstrecke wird gemessen durch die Grösse der Blutdruckabnahme. Die Druckabnahme in der Einheit der Wegstrecke heisst das Gefälle.

In einem gleichmässig weiten Rohre, das in jedem Querschnitt denselben Widerstand bietet, und in dem die Bewegungsgeschwindigkeit in allen Querschnitten gleich gross ist, ist die Druckabnahme proportional der durchflossenen Strecke, das Gefälle also überall gleich.

Strömt Flüssigkeit durch ein Rohr, das an verschiedenen Stellen ungleich weit ist, so ist das Gefälle an den weiten Stellen kleiner als an den engen, weil an den weiten Stellen der Widerstand kleiner ist.

Im Gefässsystem nimmt auf dem Wege von den Arterien zu den Capillaren der Gesammtquerschnitt zu, der Querschnitt der einzelnen Gefässe aber ab; auf dem Wege von den Capillaren zu den Venen ist es umgekehrt. Der Widerstand ist nun einerseits um so kleiner, je grösser der Gesammtquerschnitt, anderseits um so grösser, je kleiner der Einzelquerschnitt ist. Von den beiden entgegengesetzten Veränderungen des Widerstandes überwiegt in den grösseren Arterien die Abnahme, in den Venen die Zunahme, so dass das Gefälle in den grossen Arterien nur gering ist, in den Venen grösser. Ueber die Grösse des Gefälles in den kleineren Arterien und Capillaren lauten die Angaben noch widersprechend.

5. Venenklappen.

In den Venen wird die Blutbewegung gefördert, wenn die Venen von aussen comprimirt werden, was z. B. bei der Contraction umgebender Muskeln geschieht; dabei wird eine rückläufige Bewegung des Blutes verhindert durch Klappen, die den Semilunarklappen ähnlich gebaut sind und den Durchtritt des Blutes nur in der Richtung zum Herzen hin gestatten.

6. Dauer des Kreislaufes.

Zur Bestimmung der Dauer des Blutumlaufs wird ein leicht nachweisbares Salz (Ferrocyankalium) in das centrale Ende einer durchschnittenen Vene des Versuchsthieres eingespritzt und festgestellt, nach welcher Zeit das Salz nachzuweisen ist (durch Blaufärbung mit Eisenchlorid) in den Blutproben, die man aus dem peripheren Schnittende der Vene in kurzen Intervallen entnimmt. Das Salz hat den ganzen Kreislauf vollendet, wenn es aus der Vene wieder austritt.

Bei Hunden ist so die Dauer des Blutumlaufs zu 15 Sec. bestimmt worden, für den Menschen nimmt man 22 Sec. an.

§ 4. Innervation der Kreislaufsorgane.

Der Einfluss des Centralnervensystems auf die Kreislaufsorgane (Herz und Gefässmuskeln) dient dazu, die Gesammtstromstärke und die Vertheilung des Blutstromes in einzelnen Körpertheilen den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen. Es geschieht dies durch Veränderung der Zahl und Stärke der Herzschläge und durch Veränderung des Tonus der Gefässmuskeln, besonders des der Arterien.

A. Die Innervation des Herzens.

a) Die Herzhemmungsnerven.

Hemmungsnerven für das Herz sind die beiden Vagi, die die Fasern zum Plexus cardiacus abgeben. Durchschneiden der Vagi bewirkt Zunahme der Pulsfrequenz. Die Vagusfasern für das Herz sind also fortwährend (tonisch) erregt. Reizung des peripheren Stumpfes eines durchschnittenen Vagus bewirkt je nach der Stärke des Reizes Verminderung der Schlagzahl und -stärke oder gar vollständigen Stillstand des Herzens in Diastole. Ueber die Art der Wirkung des Vagus auf den Herzmuskel ist nichts bekannt.

Nach Vagusdurchschneidung sind pathologisch-anatomische Veränderungen des Herzmuskels (Atrophie und Degenerationen) beobachtet worden.

Das Centrum der Herzhemmungsnerven liegt im verlängerten Mark. Es kann direct erregt werden durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute, ferner wird seine Erregung verstärkt durch Blutdrucksteigerung. Es kann auch indirect (durch Reize, die ihm auf Nervenbahnen zugeleitet werden) erregt werden. So hängt der Grad seiner Erregung ab von psychischen Einflüssen (Herzklopfen!) und schliesslich wird die Pulsfrequenz reflectorisch beeinflusst durch Erregung centripetaler Nerven, die den Reiz dem Centrum zuleiten.

Reflectorischer Herzstillstand kommt z. B. zu Stande, wenn man bei einem Frosch die sensiblen Nerven der Baucheingeweide durch Klopfen auf den Bauch reizt (Goltz'scher Klopfversuch).

Atropin und Curare in grossen Dosen heben die Vaguswirkung auf's Herz auf, Muscarin und Nicotin erregen die Vagusendigungen im Herzen. Die Wirkung des Atropins wird durch Muscarin aufgehoben, die Wirkung des Curare durch Nicotin. Digitalin wirkt erregend sowohl auf die Endigungen des Vagus im Herzen als auch auf das Centrum im verlängerten Mark.

b) Die Herzbeschleunigungsnerven.

Die Herzbeschleunigungsfasern verlaufen in den Nervi accelerantes,

die aus dem ersten Brustganglion und den Halsganglien des Sympathicus zum Plexus cardiacus abgehen. Ihre Reizung bewirkt Zunahme der Frequenz und Stärke der Herzschläge.

Man vermuthet, dass ihr Centrum auch im verlängerten Mark liegt; dasselbe soll ebenfalls tonisch erregt sein. Directe elektrische Reizung des verlängerten Marks hat Beschleunigung der Pulsfrequenz zur Folge, falls zuvor, um die Wirkung der Herzhemmungsfasern auszuschalten, die Vagi durchschnitten sind.

B. Innervation der Gefässmuskeln.

Die Gefässmuskeln (glatte Muskeln) sind am stärksten entwickelt in den Arterienwänden, schwächer in den Venen. Die Capillaren scheinen keine Contractilität zu besitzen. Die nervösen Elemente für die Gefässmusculatur liegen theils in der Gefässwand selbst (Ganglienzellen, Nervengeflechte), theils treten sie als Gefässnerven von aussen an sie heran. Es gibt gefässverengernde und gefässerweiternde Nerven.

a) Die gefässverengernden vasomotorischen oder vasoconstrictorischen Nerven.

Das Centrum der Vasomotoren hat seinen Sitz auch in der Medulla oblongata vom oberen Theile des IV. Ventrikels bis unterhalb des Calamus scriptorius auf beiden Seiten.

Von ihm aus gehen Nervenbahnen zu der Musculatur der Gefässwände, die vasomotorischen oder vasoconstrictorischen Nerven. Sie verlaufen in den Seitensträngen des Rückenmarks abwärts, treten mit Nervenzellen des Rückenmarkgraus in Verbindung; von da gehen die Neuriten durch die vorderen Wurzeln und die Rami viscerales in den Sympathicus. Die Sympathicusfasern gehen getrennt für sich (z. B. Splanchnicus) oder, nachdem sie sich anderen peripheren Nerven (z. B. dem Trigeminus, Ischiadicus) angelegt haben, zu der Musculatur der Gefässe. Einzelne vasomotorische Wurzelfasern (z. B. aus den Wurzeln der unteren Lumbal- und der Sacralnerven) gehen auch direct zu den Gefässen, ohne erst in den Sympathicus einzutreten. Die peripheren vasomotorischen Nerven stehen wahrscheinlich nicht in directer Verbindung mit den Muskelfasern, sondern treten erst in Ganglienzellen der Gefässwände ein, von denen aus dann motorische Fasern zu den Muskeln gehen.

Das Centrum der Vasomotoren ist tonisch erregt. Durchschneiden eines vasomotorischen Nerven bewirkt eine Erweiterung der von dem Nerven innervirten Gefässe.

Durchschneidet man das Rückenmark, so tritt Erweiterung der

von den durchschnittenen Vasomotoren versorgten Gefässe ein; nach einiger Zeit stellt sich aber der Tonus wieder her, offenbar weil die von den vasomotorischen Bahnen durchsetzten Rückenmarkszellen die Function des Centrums übernommen haben. Auch nach Durchschneidung peripherer vasomotorischer Nerven tritt der Tonus nach einiger Zeit wieder auf, indem die Ganglienzellen der Gefässwände die Rolle des Centrums übernehmen.

Das Centrum der Vasomotoren wird in seiner Erregung beeinflusst:

1. direct durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute, welche die Erregung verstärken. Daher wirkt, wie beim Athemcentrum und Herzhemmungscentrum, die Erstickung erregend;

2. durch Reize, die auf Nervenbahnen zugeleitet werden.

a) Psychische Vorgänge können die Erregung des Centrums verstärken oder schwächen (Angstblässe, Schamröthe!).

b) Die Erregung wird reflectorisch beeinflusst. Man unterscheidet die reflectorisch wirksamen centripetalen Nerven in:

α) pressorische Nerven, d. s. centripetale Nerven, durch die Reflexe ausgelöst werden, die eine stärkere Erregung des Centrums, mithin eine Gefässverengerung und dadurch Blutdrucksteigerung (Pression!) zur Folge haben.

β) Depressorische Nerven, d. s. centripetale Nerven, die reflectorisch hemmend auf das Centrum wirken.

Pressorische Nerven sind z. B. im Trigeminus, Laryngeus superior und inferior enthalten. Ein depressorischer Nerv ist z. B. ein beim Kaninchen entdeckter Nerv, der vom Herzen zum Vagus und von da in's verlängerte Mark führt und dessen Erregung Sinken des Blutdrucks zur Folge hat; dieser Nerv wird nach seiner Function als „Nervus depressor" bezeichnet.

b) Die vasodilatatorischen Nerven.

Die gefässerweiternden Nerven bewirken Gefässerweiterung durch Herabsetzung des Tonus der Gefässmusculatur.

Beispiele vasodilatatorischer Nerven:

1. In der Chorda tympani verlaufen Fasern zur Submaxillarspeicheldrüse, deren Reizung Erweiterung der Gefässe der Drüse bewirkt.

2. Reizung der Nervi erigentes (Fäden, die vom Plexus ischiadicus zum Plexus hypogastricus gehen) bewirkt stärkere Blutfülle des Penis und dadurch die Erection.

Im Uebrigen verlaufen die Vasodilatatoren meist mit den Vasomotoren zusammen.

Man kann sie auch in diesem Falle nachweisen, weil die beiden Arten von Nerven verschiedene Erregbarkeit besitzen. Die Dilatatoren sind schon durch schwache elektrische Ströme in langsamem Rhythmus erregbar, die Vasomotoren beanspruchen eine grössere Stromstärke und Reizfrequenz.

Nach Durchschneidung der Nerven behalten die Dilatatoren ihre Erregbarkeit viel länger, als die Vasomotoren, bevor sie absterben und degeneriren.

Ueber die Art, wie die gefässerweiternden Nerven den Tonus der Musculatur herabsetzen, ist nichts bekannt.

Man nimmt an, dass das Centrum der Vasodilatatoren in der Medulla oblongata liegt.

Die Gefässinnervation dient zur Regulation der Blutvertheilung in den einzelnen Theilen des Körpers. Die Blutvertheilung ist, soweit sie nicht von rein mechanischen Bedingungen abhängt, so durch den Gefässmuskeltonus geregelt, dass jeder Körpertheil unter normalen Verhältnissen gerade die Blutmenge enthält, die er nöthig hat. Die Gefässe eines Körpertheils sind um so weiter, der Blutgehalt ist um so grösser, je thätiger der Körpertheil ist. Gleichzeitig mit der Erweiterung in einem thätigen Körpertheil geht eine Verengerung im unthätigen einher.

In der Ruhe enthalten die Bauch- und Brustgefässe mehr als die Hälfte der ganzen Blutmenge. Während der Verdauung ist die Blutfülle der Baucheingeweide grösser als in Nüchternheit. Bei Arbeitsleistung füllen sich die Blutgefässe der arbeitenden Muskeln stärker mit Blut, als in der Ruhe; gleichzeitig werden die vom Splanchnicus innervirten Bauchgefässe verengt.

Kleinere Blutverluste werden compensirt durch allgemeine Verengerung der Gefässe. Für sehr grosse Blutverluste über die Hälfte der Blutmenge reicht aber diese Compensation nicht mehr aus; es kommt zu starkem Sinken des Blutdrucks, mangelhaftem Klappenschluss und damit zum Stillstand der Blutbewegung. Ersetzt man das verlorene Blut durch eine indifferente Flüssigkeit (0,7 % Kochsalzlösung [**Transfusion**]), so stellt sich die Blutbewegung wieder her. Der Verblutungstod erfolgt in solchen Fällen nicht wegen Mangel an irgend einem Bestandtheil des Blutes, z. B. an Hämoglobin, sondern nur wegen ungenügender Füllung der Gefässe und der damit verbundenen Kreislaufstörung. Bei Verlusten aber von mehr als zwei Drittel der Blutmenge reicht das noch vorhandene Hämoglobin zur Unterhaltung der Athmung nicht mehr aus, es tritt der Tod trotz Wiederherstellung der Circulation wegen Sauerstoffmangel ein.

Hier kann nur Transfusion von Menschenblut lebensrettend wirken. Thierblut ist wegen der globuliciden Eigenschaft des Serum dazu nicht geeignet.

Kapitel V. **Athembewegungen.**

Die Athembewegungen haben den Zweck, durch abwechselnde Erweiterung und Verengerung der Brusthöhle und der Lungen Luft in die Lungenalveolen einzusaugen und nach dem Gasaustausch mit dem Lungencapillarblut wieder auszustossen.

§ 1. Die Gestaltveränderung der Brusthöhle und der Lungen.

Die Athembewegungen bestehen in einer abwechselnden Erweiterung (Inspiration) und Wiederverengerung (Exspiration) der Brusthöhle in allen Richtungen.

1. Die Erweiterung der Brusthöhle in senkrechter Richtung geschieht durch Contraction des Zwerchfells, das nach unten rückt durch Abflachen seiner Wölbung. An dieser Abwärtsbewegung betheiligen sich hauptsächlich die musculösen Theile, weniger die sehnige Kuppe des Zwerchfells. Die peripheren Theile des Zwerchfells, die in Exspirationsstellung der Brustwand anliegen, heben sich bei Inspiration von der Wand ab. Bei der Exspiration wölben die Baucheingeweide das Zwerchfell wieder in die Brusthöhle hinein.

2. Die Erweiterung der Brusthöhle in horizontalen Richtungen geschieht durch die Erhebung der Rippen.

Jede Rippe ist gelenkig verbunden mit der Wirbelsäule an zwei Stellen:

1. durch ihr Köpfchen mit zwei Wirbelkörpern,
2. durch ihr Tuberculum mit dem Querfortsatze eines Wirbels.

Die Achse, um die sich die Rippe dreht, geht durch ihren Hals, also ungefähr horizontal von vorne innen nach hinten aussen.

Die Rippen sind nach vorne abwärts geneigt. Durch ihre Erhebung wird der Grad dieser Neigung vermindert. Dabei wird der horizontale Querschnitt der Brusthöhle sowohl in sagittaler als in transversaler Richtung vergrössert, weil der horizontale Abstand des vorderen Rippenendes von der Wirbelsäule zunimmt und die Seitentheile der Rippe weiter nach aussen rücken. Zugleich mit den Rippen wird das Brustbein gehoben und vorwärts bewegt. Die Erhebung der Rippen und des Brustbeins ist verbunden mit Verbiegungen der Rippenknorpel. Dabei wird der nach oben stumpfe Winkel, den die Rippenknorpel bilden, vergrössert.

Die Rippenhebung bei ruhiger Athmung geschieht durch die Musculi intercostales externi und intercartilaginei.

Die Fasern der Intercostales externi gehen zwischen je zwei Rippen von oben hinten nach unten vorn. Die Insertionspuncte einer Faser nähern sich einander nur dann, wenn gleichzeitig beide Rippen, an denen die Faser inserirt, gehoben werden, daher bewirkt Contraction der Faser Hebung beider Rippen.

Die Fasern der Intercartilaginei gehen in der Richtung von oben innen nach unten aussen zwischen zwei in demselben Sinne wie die Fasern geneigten Rippenknorpeln. Auch hier nähern sich die Insertionspuncte einer Faser nur bei gleichzeitiger Hebung beider Knorpel. Die Intercartilaginei sind aber bloss für die unteren Rippenknorpel in dieser Weise von Bedeutung.

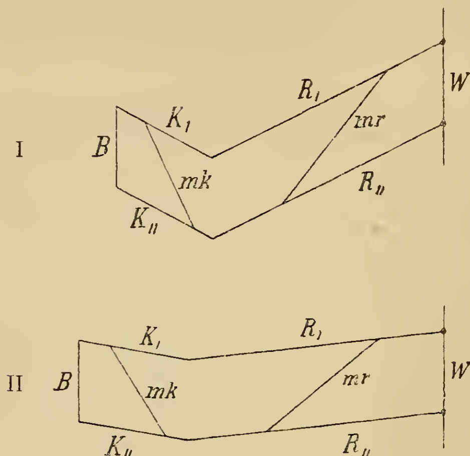


Fig. 3.

In dem Schema Fig. 3 bedeute W die Wirbelsäule, B das Brustbein, R, und R,, zwei Rippen mit der Faser m r des Intercostalis externus, K, und K,, zwei Knorpel mit der Faser m k des Intercartilagineus. I ist die Stellung in Exspiration, II in Inspiration. Man sieht, dass m r und m k in II kürzer sind als in I.

Bei angestrengter Inspiration betheiligen sich noch an der Rippenhebung: Skaleni, Levatores costarum, Serratus posticus superior, Sternocleidomastoideus, ferner nach Fixation der Arme, etwa durch Aufstemmen auf einen Tisch: Pectoralis major und minor, Serratus anticus major. Bei angestrengter Inspiration contrahiren sich auch die Levatores alae nasi, die die Nasenöffnung erweitern, und die Cricoarytaenoidei postici, die die Stimmritze erweitern.

Die exspiratorische Rippensenkung erfolgt dadurch, dass der Brustkorb der Schwerkraft folgend sinkt, sowie durch Contraction der Musculi intercostales interni, deren Fasern sich mit denen der externi kreuzen und daher entgegengesetzt wie die externi wirken.

Bei angestrengter Athmung betheiligen sich an der Rippensenkung: Serratus posticus inferior, Latissimus dorsi; ferner die Bauchdeckenmuskeln und der Quadratus lumborum, die nicht nur die Rippen senken, sondern

zugleich durch Druck auf die Baucheingeweide die Emporwölbung des Zwerchfells begünstigen.

Der Mann athmet vorwiegend mit dem unteren Theile des Brustkorbs, die Frau mit dem oberen.

Unter normalen Verhältnissen sinkt der intraabdominale Druck etwas bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Nur bei abnormer Füllung des Darms mit Speise, Koth oder Darmgasen steigt der intraabdominale Druck bei der Inspiration und nimmt ab bei der Exspiration.

Die Lungen sind, mechanisch betrachtet, zwei elastische Säcke, die in die Brusthöhle luftdicht eingesetzt sind, so dass ihre Aussenfläche (Pleura pulmonalis) überall der Innenfläche der Brusthöhlenwand (Pleura costalis) anliegt, ohne mit ihr verwachsen zu sein. Der Innenraum der Lungensäcke steht durch die Luftwege (Nase, Rachen, Luftröhre) in Communication mit der atmosphärischen Luft.

Der atmosphärische Luftdruck wirkt demnach auf die Innenfläche der Luftsäcke und hält die Aussenfläche der dehnbaren Lungenwand gegen die Thoraxwand angedrückt. Nach Thoraxerweiterung dehnt der Luftdruck die Lungensäcke und erweitert sie.

Schon in der Exspirationsstellung des Thorax sind die Lungenwände etwas gespannt. Oeffnet man an einer Leiche die Thoraxwand von aussen, so dass Luft in den Pleuraraum eindringen kann, so ziehen sich die Lungen von der Thoraxwand zurück. Verbindet man vor der Eröffnung des Thorax die Luftröhre luftdicht mit einem Manometer, so giebt dasselbe nach Eröffnung des Thorax den Druck an, der durch die Spannung der Lungenwand bewirkt ist. Im Pleuraraum herrscht dementsprechend auch schon bei Exspirationsstellung ein negativer Druck, der etwa 3—5 mm Quecksilbersäule beträgt. Bei gewöhnlicher Inspiration wird dieser Druck um etwa 9 mm vergrössert, bei angestrengter Inspiration um 30—40 mm.

§ 2. Die respiratorischen Druckänderungen der Lungenluft und die Athemgrösse.

Bei der inspiratorischen Erweiterung der Lungen sinkt der Druck der Lungenluft, bei der exspiratorischen Verengerung steigt er. Die inspiratorische Druckverminderung hat zur Folge, dass Luft von aussen einströmt, die exspiratorische Drucksteigerung bewirkt, dass Luft nach aussen ausgepresst wird. Die respiratorischen Druckänderungen betragen in beiden Fällen bei ruhiger Athmung 1—3 mm Quecksilbersäule; bei angestrengter Athmung können die Druckschwankungen grösser werden.

Die Athemgrösse wird dadurch bestimmt, dass man die eingeathmete Luft in ein zur Messung von Luftvolumina eingerichtetes Gasometer (Spirometer) ausathmet oder dass man die einzuathmende oder ausgeathmete Luft durch Gasuhren streichen lässt.

Respirationsluft ist die bei ruhiger Athmung ein- resp. ausgeathmete Luft; sie beträgt beim erwachsenen Mann 500 ccm.

Ein Theil der eingeathmeten Luft kommt bei dem Gasaustausch in den Lungen nicht zur Verwerthung, weil er nicht in die Alveolen gelangt, sondern in den Luftröhren (Trachea, Bronchien, Nase) bleibt. Die Grösse dieses „schädlichen Raumes" beträgt 100—150 ccm.

Complementärluft ist die Luft, die von einer gewöhnlichen Inspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Inspiration eingeathmet wird; sie beträgt etwa 2500 ccm.

Reserveluft ist die Luft, die von einer gewöhnlichen Exspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Exspiration ausgeathmet wird; sie beträgt 1500 ccm.

Alle diese Luftvolumina zusammen bilden die vitale Capacität (4500 ccm)[1], d. h. das grösstmögliche ein- und auszuathmende Luftvolum.

Residualluft heisst die Luft, die bei tiefster Exspiration noch in der Lunge zurückbleibt; sie dürfte etwa 1200 ccm betragen; ganz bestimmt lässt sich die Zahl nicht angeben, weil die bisherigen Bestimmungen zu widersprechenden Resultaten geführt haben.

Die Inspirationsluft wird auf ihrem Wege zu den Lungen durch Wärmeabgabe und Wasserverdunstung von den Schleimhäuten auf Körpertemperatur erwärmt und mit Wasserdampf gesättigt, so dass die Exspirationsluft körperwarm und mit Wasserdampf gesättigt austritt.

Staub, der mit der Inspirationsluft in die Luftwege gelangt, wird durch die Flimmerbewegungen des Schleimhautepithels der Luftwege wieder herausbefördert.

Athmungsgeräusche. Durch die Luftbewegung bei der Athmung entstehen Geräusche, die man hört, wenn man das Ohr an die Brustwand anlegt. Ueber der Luftröhre und den Bronchien hört man ein dem „ch" ähnliches blasendes Geräusch („bronchiales" Athmen) sowohl bei Inspiration als bei Exspiration. Ueber dem Lungengewebe hört man ein wie „t" und „s" gemischt klingendes Geräusch („vesiculäres" Athmen) bei der Inspiration stark, bei der Exspiration schwach.

§ 3. Frequenz und Rhythmus der Athembewegungen. Innervation der Athemmusculatur.

Der Erwachsene führt normal etwa 18 Athemzüge in 1 Minute aus, das Kind mehr (im ersten Lebensjahr im Mittel 44).

---

[1]) Die Zahl wird übrigens von manchen Autoren kleiner angegeben.

Die Athembewegungen erfolgen so, dass auf eine Inspiration sofort die nächste Exspiration folgt. Die Dauer der Inspiration verhält sich zu der der Exspiration etwa wie 10 : 12. Zwischen dem Ende der Exspiration und dem Beginn der nächsten Inspiration liegt in der Regel eine kleine Athempause.

Die Athembewegungen erfolgen unwillkürlich dadurch, dass das Innervationscentrum für die Athemmusculatur normaler Weise fortwährend erregt wird und zwar durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute. Schon der normale Gasgehalt des arteriellen Blutes reicht als Reiz aus. Diese Art der Erregung ist zweckmässig, weil so die Stärke der Athembewegungen dem Athembedürfniss des Organismus angepasst wird.

Lage des Athemcentrums.

Nach Ansicht der meisten Autoren liegt das Athemcentrum im verlängerten Mark zu beiden Seiten der hinteren Spitze der Rautengrube. Verletzung dieser Stelle hat plötzlichen Tod wegen Athmungsstillstand zur Folge (daher wurde die Stelle Lebensknoten genannt).

Einige Autoren halten diese Stelle für einen Nervenstrang, der die Kerne des 5., 9., 10. und 11. Gehirnnerven mit den Ursprungskernen der motorischen Athmungsnerven verbindet. Auch wird angegeben, dass das eigentliche Athemcentrum nicht im verlängerten Mark, sondern im Rückenmark liegen soll.

Das Centrum besteht aus Inspirations- und Exspirationscentrum, die abwechselnd in Action treten; es ist doppelseitig; die Centren beiderseits sind aber durch Commissurenfasern so verbunden, dass sie immer gleichzeitig erregt werden.

Von dem Centrum aus werden diejenigen motorischen Nerven in geordneter Weise erregt, deren Muskeln die Athembewegungen bewirken. Diese Nerven verlassen das Rückenmark in den vorderen Wurzeln des Hals- und Brusttheils. Es sind für die normale ruhige Athmung: der Phrenicus, der das Zwerchfell innervirt, und die Nervi intercostales, die die Intercostalmuskeln innerviren. Die Nervenbahnen vom Athemcentrum zu den motorischen Ursprungskernen dieser Nerven verlaufen in den gleichseitigen Seitensträngen des Rückenmarks (Respirationsbündel).

Die Erregung des Athemcentrums

kann direct und indirect erfolgen.

a) Directe Erregung: Die normale Erregung erfolgt direct und ist automatisch, nicht reflectorisch, weil das Centrum nach Durchschneidung aller centripetaler Nerven, die Erregungen zuleiten könnten, seine Thätigkeit beibehält.

Der normale Reiz ist Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute. Das arterielle Blut enthält schon so wenig Sauerstoff und so viel Kohlensäure, dass dadurch das Centrum schon erregt wird. So kommt die normale ruhige Athmung zu Stande, die man **Eupnoë** nennt.

Wird das Blut durch einige tiefe Athemzüge stark ausgelüftet, so ist so viel Sauerstoff und so wenig Kohlensäure in ihm, dass es das Athemcentrum nicht erregt. Es tritt Athemruhe, **Apnoë**, ein.

Die Apnoë ist allerdings zum Theil bedingt von einer durch die Lungenaufblähung bewirkten Erregung centripetaler athemhemmender Vagusfasern (siehe unten), denn sie ist nach Vagusdurchschneidung beiderseits schwieriger zu erhalten.

In Apnoë befindet sich der Embryo im Mutterleibe, dessen Blut einen genügenden Gasaustausch in der Placenta erleidet. Wird beim Embryo die Circulation in der Nabelschnur (etwa durch Compression derselben) oder der Gasaustausch in der Placenta (durch vorzeitige Lösung der Placenta) verhindert, so tritt Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im embryonalen Blute ein, die zu vorzeitigen Athembewegungen vor der Geburt führen können.

Wird durch mangelhafte Auslüftung das arterielle Blut sauerstoffärmer und kohlensäurereicher als in der Norm, so wird die Athmung verstärkt, die Athemzüge werden tiefer und oft auch häufiger: **Dyspnoë**, Athemnoth. Starke anhaltende Dyspnoë führt schliesslich zum Tode durch Lähmung des Athemcentrums: Erstickung, **Asphyxie.**

Im thätigen Muskel sollen sich ausser Kohlensäure noch andere, ihrer Natur nach unbekannte Stoffe bilden, die, in's Blut gelangend, das Athemcentrum erregen.

Manche Autoren geben an, dass die Kohlensäure nicht nur direct, sondern schon indirect vom Orte ihrer Entstehung aus die Athmung anrege, dadurch, dass sie an ihrer Bildungsstätte in den Geweben die Endigungen centripetaler Nerven errege, die ihrerseits auf reflectorischem Wege die Athmung verstärken sollen.

Temperaturerhöhung verstärkt die Erregung des Athemcentrums: Wärmedyspnoë (z. B. im Fieber).

b) Indirecte Erregung des Athemcentrums kommt zu Stande dadurch, dass dem Centrum Reize auf Nervenbahnen zugeleitet werden.

α) Vom Grosshirn aus durch psychische Einflüsse (Willen, Schreck etc.) können Zahl, Tiefe und Rhythmus der Athemzüge verändert werden.

β) Reflectorische Veränderungen der Athmung sind z. B. die Exspirationsstösse, die Niesen, Husten, Räuspern heissen und ausgelöst werden, wenn die sensiblen Nerven in der Schleimhaut der Nase (Trigeminus) und des Kehlkopfes (Laryngeus superior) gereizt

werden. Ausser von diesen wird von zahlreichen anderen centripetalen Nerven die Athmung reflectorisch beeinflusst.

Die bemerkenswertheste reflectorische Veränderung der Athmung ist die vom **Vagus** hervorgebrachte. Durchschneiden beider Nervi vagi bewirkt, dass die Athemzüge tiefer, aber seltener werden, so dass die Gesammtgrösse des durch längere Zeit hin und her geathmeten Luftquantums unverändert erscheint. Reizung eines der centralen Stümpfe der durchschnittenen Vagi bewirkt Veränderungen der Athmung, die nichts Typisches aufweisen: zuweilen ist die Wirkung eine vorwiegend inspiratorische, zuweilen eine exspiratorische. Bläht man bei einem Thiere die Lunge künstlich durch Einblasen von Luft auf, so wird dadurch eine Exspirationsbewegung ausgelöst; umgekehrt wird durch künstliche Exspiration (Aussaugen von Luft) eine Inspirationsbewegung ausgelöst. Man nimmt desshalb an, dass im Vagus zwei Arten von Fasern verlaufen, von denen die einen exspiratorisch, die anderen inspiratorisch anregend (oder inspiratorisch resp. exspiratorisch hemmend) wirken, und von denen die ersten durch die Aufblähung der Lunge bei der Inspiration, die zweiten durch das Zusammenfallen der Lunge bei der Exspiration gereizt werden. Dadurch kommt eine Verflachung und Beschleunigung der Athemzüge zu Stande. Diese Wirkung des Vagus scheint den Zweck zu haben, die Athemmusculatur vor Uebermüdung zu schützen, weil die Muskeln durch die oberflächlichere Athmung weniger angestrengt werden.

Kapitel VI. **Lymphe und Lymphdrüsen.**

§ 1. **Die Lymphe.**

Aus den Blutcapillaren transsudirt fortwährend Flüssigkeit in die Gewebe, die als Gewebsflüssigkeit die Zellen umspült und den Gewebszellen die Stoffe zuführt, die sie bei ihrem Stoffwechsel gebrauchen. Nach Abgabe dieser Stoffe und Aufnahme etwaiger Endproducte des Stoffwechsels geht die Gewebsflüssigkeit aus den feinsten Gewebsspalten in die Lymphbahnen als Lymphe über, die durch die grossen Lymphstämme (Ductus thoracicus, Truncus lymphaticus dexter) in die Blutgefässe zurückfliesst; ein Theil der Gewebsflüssigkeit gelangt freilich auch direct durch die Capillarwand in das Blut.

Die Lymphe kann, wie das Blut, als Gewebe mit flüssiger Intercellularsubstanz angesehen werden. Sie ist eine wasserhelle salzig schmeckende Flüssigkeit von 1,04 spec. Gewicht, die spontan

nach Austritt aus dem Körper gerinnt. Sie enthält als zellige Elemente die den Leucocyten des Blutes identischen Lymphkörperchen und im Plasma dieselben Substanzen wie das Blutplasma, und zwar auch in denselben Mengen ausser den Eiweissstoffen, deren Gehalt in der Lymphe etwas kleiner ist als im Blut.

Die Lymphe, die während der Fettverdauung aus den Lymphgefässen des Darmcanals kommt, enthält das resorbirte Fett in feiner Emulsion und sieht desshalb milchig getrübt aus; sie wird **Chylus** genannt.

Die Menge der Lymphe, die durch den Ductus thoracicus fliesst, wird beim Menschen auf 1—2 l täglich geschätzt.

Lymphbildung.

Bei der Transsudation der Lymphe aus den Blutcapillaren sind physikalische Vorgänge: Filtration und Diffusion durch die Gefässwand hindurch im Spiele. Ob die physikalischen Vorgänge allein die Lymphbildung bewirken, oder ob ausserdem auch noch eine besondere Thätigkeit des Capillarendothels dabei mitwirkt, das die Lymphe gleichsam in die Gewebe hinein secernirt (gerade so wie das Drüsenepithel das Drüsensecret erzeugt), ist zur Zeit noch unentschieden.

Lymphbewegung.

Die Triebkraft für die Lymphbewegung ist der Druck, den die in den Lymphbahnen immer nachrückende, in den Geweben gebildete Lymphe ausübt. Die Bewegung der Lymphe wird unterstützt durch Contraction der die Lymphgefässe umgebenden Körpermuskeln, durch die die Lymphgefässe comprimirt werden, wobei rückläufige Bewegung verhindert wird durch Klappen in den Lymphgefässen. Auch Aspiration durch den negativen Druck des Thorax wirkt fördernd auf die Lymphbewegung.

§ 2. **Die Lymphdrüsen**

bestehen aus reticulärem Bindegewebe, in dessen Maschen sich Zellennester befinden. Hier entstehen die Leucocyten und werden abgegeben an die Lymphe, die aus einem zuführenden Gefässe in die Maschen eintritt und durch ein abführendes Gefäss wieder austritt.

Ausser der Neubildung von Leucocyten haben die Lymphdrüsen noch die Function, die durchfliessende Lymphe zu filtriren und unbrauchbar gewordene Lymphzellen sowie schädliche Substanzen, z. B. Bacterien, die mit der Lymphe eintreten, festzuhalten, so dass sie nicht in den allgemeinen Kreislauf gelangen können.

Reticuläres, von Lymphe durchströmtes Gewebe, das zur Neubildung von Leucocyten dient, findet sich übrigens auch sonst noch im Körper, z. B. an manchen Stellen unter den Schleimhäuten (Solitärknötchen, Peyersche Plaques des Darmes).

Auch in der Milz (siehe Kapitel XI) werden Leucocyten gebildet.

Die serösen Höhlen (Pleura-, Pericardial-, Peritonealhöhle) können als sehr grosse Lymphräume angesehen werden; sie enthalten gewöhnlich spärliche Mengen seröser Flüssigkeit, die in ihrer Zusammensetzung der Lymphe gleich ist. Lösliche Substanzen, die in die serösen Höhlen gebracht werden, werden aus den Höhlen theils durch Blutcapillaren, theils durch die Lymphgefässe resorbirt. Ueber die Kräfte, die diese Resorption bewirken, gehen die Ansichten der Autoren noch auseinander. Auch fein vertheilte feste Substanzen (z. B. Fett, Farbstoffe) können aus den serösen Höhlen durch die Lymphgefässe resorbirt werden.

Kapitel VII. **Secretionen.**

§ 1. **Allgemeines über die Secretionen.**

Die Secretionen haben für den Haushalt des Organismus verschiedene Bedeutung. Theils dienen sie dazu, Endproducte des Stoffwechsels aus dem Körper zu entfernen (z. B. Secretion des Harns), theils haben sie den Zweck, dem Körper die für die Verdauung und Resorption der Nahrungsstoffe nöthigen Säfte zu liefern; ferner giebt die Secretion der Milchdrüsen das Nahrungsmittel für den Säugling, die Secretion der Talgdrüsen eine schützende Decke für die Hautoberfläche, und die Schweisssecretion schliesslich hat physiologische Bedeutung für den Wärmehaushalt des Organismus.

Die Secretionen werden bewirkt durch die **Drüsenzellen,** d. s. modificirte Epithelzellen. Sie finden sich:

a) entweder einzeln isolirt zwischen anderen Epithelzellen;

Hierher gehören die secernirenden Epithelzellen der Schleimhäute (die Becherzellen): cylindrische Zellen, die in secretleerem Zustande körniges Protoplasma und einen in der Mitte gelegenen meist ovalen Kern haben, und deren körniges Protoplasma bei der Secretbildung sich in eine helle Masse umwandelt, wobei Kern und das nicht veränderte Protoplasma an die Basis der Zelle rücken. Die helle Masse tritt danach an der freien Oberfläche aus und bildet das Secret. In den Becherzellen spielen sich Secretbildung und Secretausstossung gleichzeitig ab; schliesslich entleert sich die Zelle ganz und stirbt ab.

b) oder angehäuft in den Drüsen.

Die **Drüsen** sind Einstülpungen der Haut oder Schleimhaut von verschiedener Form, theils röhrenförmig (tubulös), theils säckchenartig (acinös), verzweigt oder unverzweigt.

Die Wand des Drüsengangs bildet ein Zellenlager, das von einer

Membrana propria umgeben und von Gefässcapillaren umsponnen ist. Ausserdem enthalten die Drüsen Lymphgefässe, Muskeln und Nerven.

Die secernirenden Drüsenzellen finden sich meist nur an dem blinden Ende des Drüsenganges, während der der Oberfläche nähere Theil des Drüsenganges als Ausführungsgang für das gebildete Secret dient.

Der Secretionsvorgang besteht nicht etwa nur in einer Filtration der Blutflüssigkeit durch die Drüsenwand hindurch in den Drüsengang hinein, sondern wird bewirkt durch eine specifische Thätigkeit der secernirenden Drüsenzellen aus folgenden Gründen:

1. Das Secret enthält in den meisten Fällen Substanzen, die nicht schon im Blute vorkommen, also in den Drüsenzellen selbst durch chemische Processe entstanden sein müssen (z. B. die Fermente der Verdauungssäfte, das Caseïn und der Milchzucker der Milch, u. a.).

2. Die Secretion geht in vielen Fällen nur zu gewissen Zeiten, nicht continuirlich vor sich, trotz des beständig vorhandenen Blutdrucks, der die Filtration bewirken müsste.

3. Der vom Drüsensecret im Drüsengang erzeugte Druck kann grösser werden, als der Blutdruck; ferner kann noch Secretion erfolgen in blutleeren oder gar ausgeschnittenen Drüsen.

4. Die Secretion ist in vielen Fällen begleitet von morphologisch nachweisbaren Veränderungen der Drüsenzellen.

5. Die Secretionen erfolgen in manchen Fällen auf Reizung von solchen Nervenfasern hin, welche nicht lediglich Gefässnerven sind, sondern als wirkliche secretorische Nervenfasern angesehen werden müssen, die direct die Secretion der Zellen anregen. In manchen Drüsen (Speicheldrüsen) sind Nervenfasern gefunden worden, die direct mit den Drüsenzellen in Verbindung sind.

§ 2. Die Speichelsecretion.

1. Zusammensetzung des Speichels.

Der Mundspeichel ist das Secret der sämmtlichen Drüsen der Mundhöhle, eine farblose, trübe, fadenziehende Flüssigkeit von meist schwach alkalischer Reaction. Die Menge des in 24 Stunden gebildeten Speichels wird auf 1—2 Liter geschätzt.

Die Trübung des Speichels wird bewirkt durch Schleimflocken, Speichelkörperchen und abgestossene Mundhöhlenepithelzellen. Die Speichelkörperchen sind junge abgelöste Drüsenzellen oder ausgewanderte farblose Blutkörperchen.

Der Speichel enthält 99—99,5 % Wasser, 0,1—0,2 % Salze (darunter Rhodankalium), 0,1—0,4 % organische Stoffe, darunter Eiweiss, Mucin und ein diastatisches Ferment, das Ptyalin; schliesslich Gase, besonders Kohlensäure.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Speichelsecretion.

Die Mundhöhle besitzt zwei Arten von Drüsen:

a) **Eiweissdrüsen** oder seröse Drüsen liefern ein schleimfreies Secret. Hierher gehört die Parotis, bei manchen Thieren (Kaninchen) auch die Submaxillaris, und ein Theil der sogenannten Schleimdrüsen der Mundhöhlenschleimhaut.

Die Zellen der Eiweissdrüsen zeigen in der Ruhe helles, spärlich feinkörniges Protoplasma und einen kleinen unregelmässig zackigen Kern. Im Zustand der Thätigkeit sind die Zellen kleiner, die Menge der körnigen Substanz nimmt zu, die Kerne werden rundlicher.

b) **Schleimdrüsen** liefern ein mucinhaltiges Secret; es sind alle übrigen Drüsen ausser den Eiweissdrüsen.

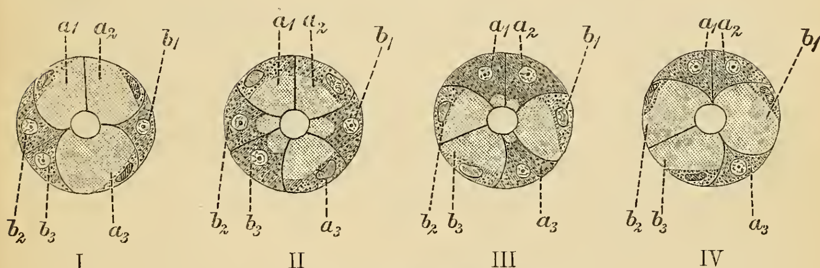


Fig. 4 (nach Stöhr).
Schema der Entstehung der Halbmonde.

Manche Drüsen, z. B. die Submaxillaris des Menschen, sind gemischt, d. h. sie enthalten in manchen Endstücken Eiweissdrüsenzellen, in anderen Schleimdrüsenzellen.

Die Schleimdrüsen lassen zwei Formen von Zellen erkennen:

1. Die sogenannten Giannuzi'schen Halbmonde oder Randzellencomplexe, liegen an der Peripherie der Drüsenwand, abgeplattet mit stark körnigem Protoplasma.

2. Schleimzellen, reichen bis an das Lumen des Drüsenganges; ihr Protoplasmaleib sieht wenig gekörnt, mehr hyalin aus.

Diese beiden Zellformen sind jedoch Zellen derselben Art, aber in verschiedenen Functionszuständen. Die ganz secretgefüllten Zellen

(Schleimzellen) a_1, a_2, a_3 (Fig. 4 I) drängen die ganz secretleeren Zellen (Randzellen) b_1, b_2, b_3 vom Drüsenlumen ab. Nach Entleerung des Secrets werden die vorher secrethaltigen Zellen nun durch die vorher secretleeren, jetzt mit Secret sich füllenden Zellen verdrängt (vergl. die Gestaltänderung der Zellen in den auf einander folgenden Stadien II, III, IV der Fig. 4).

3. Einfluss des Nervensystems auf die Secretion. Die Speichelsecretion wird reflectorisch angeregt, wenn durch einen Bissen, besonders einen trockenen, die sensiblen Nerven der Mundhöhlenschleimhaut gereizt werden. Die Speichelsecretion ist also abhängig vom Nervensystem.

Für die Submaxillaris und Sublingualis des Hundes sind die Secretionsnerven:

a) Fasern, die vom Facialis durch die Chorda tympani zum Lingualis und mit diesem zu den Drüsen verlaufen. Ihre Reizung liefert ein reichliches dünnflüssiges Secret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung ein spärliches zähes Secret liefert.

Die Chordafasern enthalten zugleich vasodilatatorische, die Sympathicusfasern vasoconstrictorische Fasern für die Gefässe der Drüsen.

Für die Parotis des Hundes sind die Secretionsfasern:

a) Fasern, die vom Glossopharyngeus durch den Nervus Jacobsonii, Petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum, von da durch den Auriculo temporalis zur Drüse gehen; ihre Reizung liefert reichliches dünnflüssiges Secret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung auch hier spärliches dickflüssiges Secret giebt.

Das Centrum der Secretionsnerven liegt im verlängerten Mark.

4. Andere Erscheinungen bei der Secretion.

1. Setzt man in den Ausführungsgang einer Drüse eine Kanüle, die man mit einem Manometer verbindet, so kann man den Druck messen, den das abgesonderte Secret im Ausführungsgang erzeugt. Bei der Submaxillaris des Hundes kann der Druck bei Chordareizung über 200 mm Quecksilbersäule betragen, und zwar 100 mm mehr als der Blutdruck in den Gefässen der Drüse.

2. Das Secret der Speicheldrüsen soll wärmer sein, als das zugeführte Blut. Die Speichelsecretion würde also unter Wärmebildung erfolgen.

3. Die thätige Drüse zeigt gewisse elektrische Erscheinungen, deren Bedeutung aber noch unbekannt ist.

4. Die Drüsensecretion kann auf Nervenreizung hin noch erfolgen bei verbluteten Thieren, wenn also die Drüse gar nicht mehr mit Blut versorgt wird.

Einige Zeit nach Durchschneiden der secretorischen Nerven fängt die Drüse an, beständig zu secerniren (paralytische Secretion), bis sie schliesslich abstirbt und degenerirt. Die Ursache der paralytischen Secretion ist noch nicht aufgeklärt.

§ 3. Secretion des Magensaftes.

1. Zusammensetzung des Magensaftes.

Der Magensaft, das Secret der Magendrüsen, ist eine klare wasserhelle oder schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit von saurer Reaction und 1,003—1,006 spec. Gewicht. Er enthält 99,4—99,7 % Wasser, 0,29—0,60 % Trockensubstanz, darunter 0,10—0,17 % Asche.

Seine characteristischen Bestandtheile sind:

1. freie **Salzsäure**, beim Menschen bis zu 0,2 %, beim Hunde etwas mehr.

Das Vorkommen freier Salzsäure ist dadurch bewiesen, dass der Magensaft mehr Chlor enthält, als zur Bindung sämmtlicher vorhandenen Basen nöthig ist.

Der Magensaft giebt ferner folgende, für freie Salzsäure characteristische Farbenreactionen: Günzburg's Reagenz (2 g Phloroglucin, 1 g Vanillin in 30 g absol. Alkohol) mit Magensaft verdampft giebt eine rothe Färbung; Methylenviolet, sowie Kongoroth werden durch Magensaft blau gefärbt.

Ausserdem wird Rohrzucker beim Digeriren mit Magensaft, wie mit Salzsäure, invertirt.

2. **Pepsin,** ein Ferment, das in saurer Lösung Eiweiss und Leim verdaut. Seiner Zusammensetzung nach ist es ein eiweissartiger Körper. Die Vorstufe des Pepsins in den Magendrüsen ist das Pepsinogen, eine Substanz, die durch Sodalösung aus der Magenschleimhaut extrahirt werden kann und durch Behandeln mit Salzsäure in Pepsin übergeht.

3. **Labferment**, ein Gerinnungsferment von unbekannter Zusammensetzung, das die Caseïngerinnung der Milch bewirkt. Seine Vorstufe ist das Labzymogen, das durch Wasser aus der Magenschleimhaut extrahirt werden und durch Säurezusatz in Labferment übergeführt werden kann.

Der nüchterne Magen enthält keinen Magensaft, seine Schleimhaut ist mit Schleim überzogen.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Secretion.

Die schlauchförmigen Drüsen der Magenschleimhaut bestehen aus zwei Arten:

1. Drüsen, die aus nur einer Art von Drüsenzellen gebildet sind; sie kommen beim Menschen und Hunde nur in dem Pylorustheil vor und werden daher **Pylorusdrüsen** genannt.

2. Drüsen, die aus zwei Arten von Zellen bestehen und die im Fundus vorkommen: **Fundusdrüsen.**

Die Pylorusdrüsen besitzen cylindrische Zellen, die in einfacher Lage den Drüsengang bilden.

Die Fundusdrüsen besitzen erstens auch solche cylindrische Zellen, die sogenannten **Hauptzellen** oder adelomorphen Zellen, zweitens aber noch die **Belegzellen** oder delomorphen Zellen, d. s. Zellen, die zwischen den Hauptzellen und der Membrana propria einzeln liegen und keine zusammenhängende Lage bilden. Die Belegzellen sind von korbartig angeordneten Capillarschlingen umfasst.

Fig. 5.
Fundusdrüsen (nach Heidenhain).
Das Protoplasma der Hauptzellen ist hell, das der Belegzellen dunkel körnig.

Sowohl die Fundus- als die Pylorusdrüsen bilden Pepsin und Labferment, wesshalb die Cylinderzellen (Hauptzellen der Fundusdrüsen) als pepsin- und labfermentsecernirende Zellen angesehen werden.

Die isolirte Pylorusportion sondert aber einen Magensaft ab, der nicht sauer ist. Da hier die Belegzellen fehlen, so ist vermuthet worden, dass die Belegzellen Bedeutung für die Salzsäurebildung haben.

Die morphologischen Veränderungen der Zellen bei der Thätigkeit bestehen darin, dass die im Hungerzustande körnigen grossen Hauptzellen sich zunächst noch vergrössern, dann (in der 6. bis 9. Verdauungsstunde) sich verkleinern und heller werden, während die im Hungerzustand kleinen Belegzellen sich bei der Verdauung stark vergrössern.

Ueber die Art der Entstehung der characteristischen Bestandtheile des Magensaftes ist noch nichts Sicheres bekannt. Die beiden Fermente dürften durch Zellprocesse in den Drüsenzellen entstehen.

Was die Bildung der Säure anlangt, so ist es räthselhaft, wie die freie starke Säure bei der alkalischen Reaction des Blutes und der Secretionszellen entstehen kann. Man hat die Bildung zu erklären versucht durch Massenwirkung schwacher Säuren (z. B. Kohlensäure) auf die Chloride des Blutes. Gerade so wie unter der Massenwirkung der Kohlensäure im Blute aus Kochsalz Salzsäure frei wird, die in die Blutkörperchen über-

geht (siehe S. 52), so könnte auch unter der Massenwirkung vielleicht der Kohlensäure in den Belegzellen Salzsäure frei werden.

Neuerdings wird behauptet, dass die Säure gar nicht in den Drüsenzellen entstehe, sondern in folgender Art aus den mit der Nahrung aufgenommenen Chloriden gebildet werde:

Durch das Auflösen in Wasser erfährt ein Theil des Kochsalzes der Nahrung eine Spaltung in Natrium- und Chlor-Jonen. Die freien Natrium-Jonen sollen sich im Magen durch Diffusion durch die Magenwand hindurch austauschen gegen freie Wasserstoff-Jonen des Blutes. Die Magenwand ist undurchlässig für die freien Chlor-Jonen, daher bleiben diese im Magen und geben mit den aus dem Blute stammenden Wasserstoff-Jonen die Salzsäurereaction. Diese Ansicht stützt sich auf die Angaben: 1. dass die Zellen trotz der Salzsäurebildung alkalisch bleiben, 2. dass bei Abwesenheit von Chloriden im Mageninhalt keine freie Salzsäure entsteht, 3. dass die Alkalescenz des Blutes und auch des Harns nach Kochsalzgenuss vorübergehend erhöht wird.

3. Einfluss des Nervensystems auf die Secretion.

Beobachtungen über die Secretion des Magensaftes lassen sich leicht anstellen an Menschen und Thieren mit Magenfisteln.

Die Magensecretion beginnt, wenn ein Bissen geschluckt wird, und zwar auch dann, wenn der Bissen bei einem Thiere, dem eine Oesophagusfistel angelegt ist, durch diese Fistel wieder austritt, also nicht in den Magen selbst gelangt. Diese Secretion des Magensaftes bleibt aus nach Durchschneidung der Nervi vagi.

Die Secretion ist abhängig von psychischen Einflüssen, denn sie beginnt auch dann, wenn man einem Thiere nur einen schmackhaften Bissen zeigt.

Auch nach Vagusdurchschneidung tritt noch Secretion auf, wenn die Bissen in den Magen selbst gelangen. Ob diese Secretion auf einem reflectorischen Vorgang, an dem aber der Vagus nicht betheiligt ist, oder auf directer Reizung der Magendrüsen beruht, ist unbekannt.

Die Secretion des Magensaftes wird demnach durch den Anblick von Speisen und durch das Schlucken eingeleitet und danach weiter unterhalten durch die genossenen, in den Magen gelangten Speisen.

§ 4. Die Secretion des Pankreassaftes.

1. Zusammensetzung des Pankreassaftes.

Der aus frisch angelegten Fisteln des Ductus pancreaticus zu erhaltende Pankreassaft ist eine dickflüssige, klare Flüssigkeit von spec. Gewicht 1,03, die in Folge ihres Gehaltes an Natriumcarbonat (0,2 %) stark alkalisch reagirt und zuweilen spontan gerinnt. Besteht die Fistel längere Zeit, so wird das Secret dünnflüssiger (spec. Gewicht 1,01).

Der Pankreassaft enthält bei frischer Fistel etwa 90 % Wasser, bei alter Fistel dagegen 98 %. Die Trockensubstanz enthält 0,6 bis 0,9 % Asche, ferner organische Substanzen, hauptsächlich Eiweiss (bei frischer Fistel bis zu 10 %). Das Secret aus frischer Fistel ist oft so eiweissreich, dass es beim Erhitzen zu einer festen Masse gerinnt. Ferner enthält der Pankreassaft Leucin, Fett, Seifen in geringer Menge, sowie schliesslich folgende drei characteristische Fermente:

a) ein diastatisches Ferment, das sich in seiner Wirkung auf Stärke, wie das Speichelptyalin verhält.

b) Trypsin, ein Ferment, das Eiweiss in Proteosen spaltet. In der Pankreasdrüse kommt eine Vorstufe des Trypsins vor, das Trypsinogen, das bei der Secretion, sowie auch durch Einwirkung

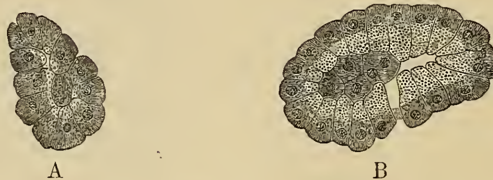


Fig. 6 (nach Heidenhain).
Drüsenzellen des Pankreas in verschiedenen Stadien der Secretion.
A: Erstes Verdauungsstadium (6.—10. Stunde der Verdauung): die streifige Aussenzone ist viel breiter als die körnige Innenzone.
B: Zweites Verdauungsstadium (10.—20. Stunde der Verdauung): die streifige Aussenzone ist verschmälert, die körnige Innenzone breiter.

gewisser Stoffe, z. B. von Sauerstoff oder von organischen Säuren in Trypsin verwandelt wird.

c) Steapsin, ein fettspaltendes Ferment, das die Neutralfette spaltet in Glycerin und freie Fettsäuren (welch letztere in der alkalischen Lösung an Alkalien zu Seife gebunden werden).

2. Morphologische Erscheinungen bei der Secretion.

Die Zellen der Pankreasdrüse haben eine streifige Aussen- und körnige Innenzone. In der Thätigkeit wird die streifige Aussenzone verbreitert, die körnige Innenzone nimmt an Breite ab, beim Uebergang zur Ruhe findet das Umgekehrte statt. Die thätigen Zellen zeichnen sich durch schärfere, oft doppelt contourirte Grenzlinien besser von einander ab, als die ruhenden.

3. Einfluss des Nervensystems auf die Secretion.

Secretorische Fasern für das Pankreas sollen im Vagus und im Sympathicus vorhanden sein.

Es wird angegeben, dass die Bauchspeicheldrüse bei Pflanzen-

fressern continuirlich, bei Fleischfressern periodisch nur nach Einführen von Speisen in den Magen secernirt.

Unter den Substanzen, die vom Magen aus reflectorisch Pankreassecretion veranlassen, werden hauptsächlich Säuren und Fette, ferner Gewürze genannt.

Ueber die Folgen der Exstirpation des Pankreas siehe Kapitel XI.

§ 5. **Die Gallensecretion.**

1. Zusammensetzung der Galle.

Die Galle, das Secret der Leber, ist eine rothgelbe oder grüne, fadenziehende, intensiv bitter schmeckende Flüssigkeit, die etwa 1,5—3 % feste Bestandtheile enthält, wenn sie aus der Leber herausfliesst. Bei Nüchternheit fliesst die Galle nicht direct in den Darm, sondern erst in die Gallenblase, wo sie durch Wasserresorption und Beimengung von Blasenschleim concentrirter wird, so dass sie bis etwa 16—17 % feste Bestandtheile enthalten kann. Ihre Tagesmenge beträgt beim erwachsenen Manne rund 1 Liter.

Characteristische Bestandtheile der Galle sind:

1. Glycocholsaures und taurocholsaures Natrium (etwa 1/3 der festen Gallenbestandtheile). Beim Menschen überwiegt das glycocholsaure, beim Hunde das taurocholsaure Natrium.

Wird Galle mit Thierkohle zur Trockene verdampft, der Rückstand mit Alkohol extrahirt, das Extract mit viel Aether versetzt, so scheiden sich die gallensauren Salze in feinen Kristallnadeln ab (kristallisirte Galle). Ueber die Eigenschaften der Gallensäure siehe S. 44.

2. Gallenfarbstoffe (Bilirubin, Biliverdin, zuweilen auch Hydrobilirubin) siehe S. 45.

Ferner enthält die Galle: Mucin, Cholesterin, Lecithin, Fett und Fettsäuren, Salze (hauptsächlich Natriumcarbonat und -phosphat) und etwas Eisen.

In der Blasengalle scheiden sich zuweilen feste Bestandtheile als Gallenstein aus. Diese können bestehen aus Bilirubinkalk oder aus Cholesterin.

Das Eisen entstammt dem Hämatin, aus dem es bei der Bildung des Bilirubins (siehe S. 45) frei wird. Von dem Eisen des Hämatins findet sich jedoch nur ein kleiner Theil in der Galle, der grössere Theil wird in der Leber zurückgehalten, theils in organischer, theils in anorganischer Bindung. Ausser durch die Galle gelangt das Eisen noch zur Ausscheidung in geringer Menge im Harn, in etwas grösserer Menge durch die Secrete der Darmdrüsen.

2. Bau der Leber.

Die Drüsenzellen der Leber sind unregelmässig vieleckige Zellen mit körnigem Protoplasma und einem oder mehreren Kernen. Das Protoplasma enthält Pigmentkörnchen und Fetttröpfchen, ferner Glycogenschollen bei gut gefütterten Thieren.

Im nüchternen Zustand sind die Zellen klein, trüb, undeutlich contourirt; während der Verdauung sind sie grösser, im Centrum hell, in der Peripherie grobkörnig.

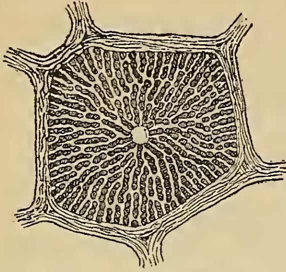


Fig. 7 (nach Heidenhain). Durchschnitt durch ein Leberläppchen des Schweines. Radiale Anordnung der Leberzellen.

Auf dem Durchschnitt durch ein Leberläppchen (Fig. 7) sieht man die Zellen zu Strängen, den Leberzellenbalken, angeordnet, die in radiärer Richtung von einer im Centrum jedes Läppchens gelegenen Vene (Vena centralis) gegen die Peripherie ausstrahlen. Die auf dem Schnitt sichtbaren Stränge sind aber in Wirklichkeit nicht isolirte Zellstränge, da jede Zelle innerhalb des Balkens mit anderen, die über oder unter der Ebene des Schnittes liegen, in Verbindung steht.

Zwischen den Leberzellen liegen sowohl die feinsten Gallendrüsengänge (sogenannte Gallencapillaren), als auch die Blutgefässcapillaren.

Die G a l l e n c a p i l l a r e n verhalten sich zu den Leberzellen, wie die Lumina anderer Drüsen zu den begrenzenden Drüsenzellen. Zur Begrenzung einer Gallencapillare reichen allerdings nur zwei Leberzellen aus; die Capillare kommt dadurch zu Stande, dass die rinnenförmigen Vertiefungen zweier an einander grenzender Leberzellen auf einander passen.

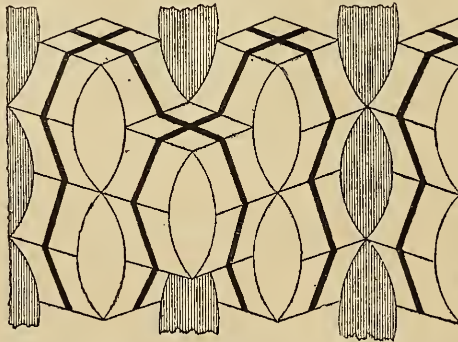


Fig. 8.
Schema des Verlaufes der Gallencapillaren beim Kaninchen nach Hering.

Jede Leberzelle stösst nicht mit einer, sondern mit mehreren Seiten an Gallencapillaren. Die Gallencapillaren gehen über in die interlobulär verlaufenden Gallengänge.

Die B l u t c a p i l l a r e n entstammen aus den interlobulär verlaufenden Pfortaderästen, gehen radiär im Leberläppchen und sammeln sich zu der in der Mitte des Leberläppchens gelegenen Centralvene, die in die interlobulären Lebervenenäste führt. Die Blutcapillaren verlaufen auch zwischen den Leberzellen, aber so, dass an keiner Stelle Blutcapillaren und Gallencapillaren direct in Berührung kommen, sondern, dass beide immer allseitig von Leberzellsubstanz umgeben sind. Z w i s c h e n e i n e B l u t c a p i l l a r e

und eine Gallencapillare ist also immer eine Leberzelle oder ein Theil einer solchen eingeschaltet.

Das Verhalten der Blut- und Gallencapillaren wird durch das Schema Fig. 8 veranschaulicht, in dem die Leberzellen als regelmässige Polyeder gedacht und die Gallencapillaren durch die dicken schwarzen Linien, die Blutcapillaren durch die schraffirten Felder markirt sind.

Die Aeste der Leberarterie verzweigen sich nur im interlobulären Gewebe. Die Lymphgefässe begleiten die Pfortaderäste, indem sie dieselben umspinnen.

3. Die Bedingungen der Gallensecretion.

Die Secretion der Galle lässt sich untersuchen an Thieren mit Fistel des Gallenganges.

Die Gallenabsonderung findet ununterbrochen statt, ist aber etwa 3—5 Stunden und noch später nach Nahrungsaufnahme verstärkt. Die Zunahme der Secretion bei der Verdauung scheint durch resorbirte Substanzen bewirkt zu werden, die direct anregend auf die Leber wirken, und zwar hauptsächlich durch die aus dem Darmcanal wieder resorbirten Gallenbestandtheile (Gallensäuren) selbst.

Die Gallensecretion hängt vom Blutdruck ab. Sinkt der Blutdruck, so wird weniger Galle secernirt, aber die Galle enthält dann mehr feste Bestandtheile. Hemmend auf die Secretion wirkt: Unterbindung von Pfortaderästen, Reizung des Rückenmarks und des Nervus splanchnicus (wegen verminderter Blutzufuhr zur Leber in Folge der Gefässcontraction).

Secretorische Nerven konnten für die Leber bis jetzt nicht nachgewiesen werden.

4. Die Entleerung der Galle.

Die Galle wird aus der Leber herausbefördert durch den Druck, den die in den Gallencapillaren nachrückende neu secernirte Galle ausübt. Der Ductus choledochus besitzt an seiner Einmündung in den Darm einen Muskel, Sphincter, der den Austritt der Galle regelt, und bei Austritt der Galle erschlafft. Muskeln in der Gallenblasenwand und in der Wand des Ductus choledochus können sich ferner an der Fortbewegung der Galle betheiligen. Als Nerven für diese Muskeln werden Vagus und Splanchnicus angegeben.

Ist der Abfluss der Galle durch den Ductus choledochus gehindert, so tritt Galle in die Lymphgefässe und von da in's Blut über (Gelbsucht, Icterus). Die Galle wird dann durch die Nieren ausgeschieden.

§ 6. **Secretion des Darmsaftes.**

Um die Secretion der Darmdrüsen zu untersuchen, legt man bei einem Thiere eine Darmfistel an, d. h. man schaltet ein Stück Darm so aus, dass es mit dem Mesenterium noch verbunden ist und näht die beiden Enden des isolirten Stückes in die Hautwunde ein, oder auch nur das eine Ende, während das andere Ende geschlossen wird. Der übrige Darm wird durch Darmnaht wieder vereinigt.

1. Zusammensetzung des Darmsaftes.

Der Saft des Dünndarms ist eine dünne helle Flüssigkeit von alkalischer Reaction und 1,007 spec. Gewicht. Er enthält ausser Salzen etwas Eiweiss, ferner ein diastatisches und ein invertirendes Ferment, nach Angabe einiger Autoren auch ein eiweissspaltendes Ferment.

Der Dickdarm liefert ein schleimiges Secret ohne Fermente.

2. Die Secretionsbedingungen.

Der Darmsaft ist das Secret der Brunner'schen Drüsen im Duodenum und der Lieberkühn'schen Drüsen im ganzen Darm.

Ueber das Secret der Brunner'schen Drüsen und ihre Secretionsbedingungen ist fast nichts bekannt.

Die Lieberkühn'schen Drüsen des Dünndarms sind einfach tubulös gebaut, stehen dicht gedrängt in der Dünndarmschleimhaut zwischen den Zotten derselben. Sie sondern den Darmsaft ab, der das diastatische Ferment enthält.

Die Secretion erfolgt, wenn die Darmschleimhaut direct gereizt wird, sowie reflectorisch nach Nahrungsaufnahme; denn sie tritt auch in solchen Theilen des Darms ein, auf die der Reiz nicht direct gewirkt hat, ist also abhängig vom Nervensystem. Die secretorischen Nerven sind aber nicht bekannt.

Die schleimabsondernden Dickdarmdrüsen enthalten viele schleimbildende Becherzellen, während Becherzellen sich in den Dünndarmdrüsen nur vereinzelt finden.

Die Darmdrüsen dienen auch der Regeneration des Epithels der Darmzotten. In den Darmdrüsen werden durch mitotische Theilung fortwährend neue Zellen gebildet, die zum Ersatz der auf der freien Schleimhautoberfläche zu Grunde gehenden Epithelzellen in die Höhe rücken.

§ 7. **Die Harnsecretion.**

1. Zusammensetzung des Harns.

Der Harn, das Secret der Nieren, ist beim Menschen eine gelb bis rothbraun gefärbte Flüssigkeit vom spec. Gewicht 1,017—1,040. Seine Reaction ist in der Regel sauer (durch saueres Natriumphosphat), nur nach Aufnahme von viel vegetabilischer Nahrung mit pflanzensauren Salzen neutral oder alkalisch. Er reagirt ferner alkalisch zur Zeit der regsten Magenverdauung, weil in Folge der Salzsäurebildung im Magen die Alkalescenz des Blutes zunimmt und der Alkaliüberschuss in den Harn geht.

Alkalisch reagirt auch Harn, in dem bei längerem Stehen Fäulniss eingetreten ist, wobei Harnstoff in Ammoniumcarbonat umgewandelt wird

(alkalische Harngährung). Alkalisch reagirender Harn ist getrübt durch einen Niederschlag von phosphorsaurem Ammoniak-Magnesia und harnsaurem Ammoniak.

Die täglich ausgeschiedene Harnmenge beträgt in der Regel etwa 1,5 Liter.

Der Harn enthält etwa 96 % Wasser, 4 % feste Bestandtheile; letztere sind:

1. Stickstoffhaltige Endproducte des Stoffwechsels, und zwar:

a) Harnstoff 2,3 % (rund 35 g pro Tag beim erwachsenen Mann).

Zur Darstellung des Harnstoffs aus Harn wird dieser stark eingedampft, mit Salpetersäure versetzt, wobei sich Kristalle von salpetersaurem Harnstoff abscheiden.

b) Andere organische stickstoffhaltige Stoffwechselproducte in geringen Mengen: Harnsäure (0,05 %, in Form saurer Alkalisalze), Hippursäure, Kreatinin (0,05 %), Xanthin, Hypoxanthin.

Die Harnsäure scheidet sich kristallinisch aus, wenn man Harn mit 1/10 seines Volums concentrirter Salzsäure versetzt in Kälte stehen lässt. Diese Ausscheidung findet in sehr concentrirtem und stark sauerem Harn auch ohne Salzsäurezusatz statt (Sedimentum lateritium, siehe S. 41).

c) Ammoniak (0,4 %).

Vom Harnstickstoff entfallen 83—86 % auf Harnstoff, 3—4 % auf Ammoniak, das übrige auf Harnsäure, Kreatinin u. A.

2. Salze, etwa 1,5 %, hauptsächlich Kochsalz (etwas mehr als 1 %), in geringeren Mengen Phosphate und Sulfate; unter den Basen ausser Natron noch Kali, Magnesia, Kalk und in Spuren Eisen.

Ausser in den Sulfaten findet sich die Schwefelsäure des Harns als Aetherschwefelsäure mit Benzolderivaten verbunden vor, z. B. als:

Phenolschwefelsäure: $C_6H_5 . O . SO_2 . OH$
Kresolschwefelsäure: $C_7H_7 . O . SO_2 . OH$
Indoxylschwefelsäure: $C_8H_6N . O . SO_2 . OH$
(auch Harnindican[1]) genannt)
Skatoxylschwefelsäure: $C_9H_8N . O . SO_2 . OH$

Die Benzolderivate, mit denen sich die Schwefelsäure paart, stammen aus dem Darm, wo sie bei der Darmfäulniss entstehen (Phenole, Indol und Skatol, welch' letztere nach der Aufnahme in den Körper zu Indoxyl und Skatoxyl oxydirt werden). Bei der Eiweissfäulniss im Darm entstehen ferner aromatische Oxysäuren (Oxyphenylessigsäure, Oxyphenylpropionsäure), die in den Körper gelangen und durch den Harn ausgeschieden werden.

3. In geringen Mengen kommen im Harn noch vor: oxalsaurer Kalk, ferner Harnfarbstoffe, darunter zuweilen Urobilin, das mit Hydrobilirubin identisch sein soll.

---

[1]) Zum Nachweis des Indican wird Harn mit gleicher Menge conc. Salzsäure und sehr wenig Chlorkalklösung versetzt; es entsteht Indigo, der mit Chloroform ausgeschüttelt werden kann.

Schliesslich finden sich im Harn Gase, hauptsächlich Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff in Spuren.

Bei gewissen Krankheiten enthält der Harn: Traubenzucker, Aceton, Oxybuttersäure und Acetessigsäure (im Diabetes); Eiweiss (bei Nierenentzündungen); Gallenfarbstoffe und -Säuren (Icterus); Blutfarbstoff.

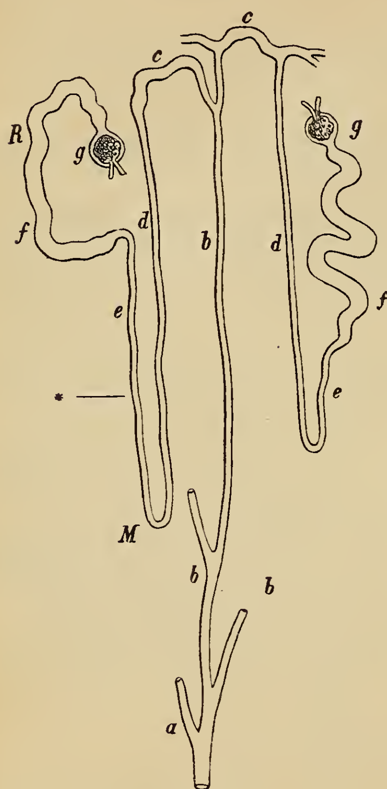


Fig. 9.
Schematische Darstellung des Harncanälchenverlaufes.

2. Bau der Niere.

Die Niere besteht aus der gleichartig dunkel aussehenden Rinde und dem radiär gestreiften Mark, das mit einer Anzahl Malpighi'scher oder Markpyramiden in's Nierenbecken vorragt.

Die Harncanälchen, d. s. die Drüsengänge, sind in der Rinde gewunden (Tubuli contorti), in dem Mark gerade gestreckt (Tubuli recti). Jedes Harncanälchen beginnt in der Rinde (R, Fig. 9) mit einer kugligen Auftreibung, dem Malpighi'schen Körperchen (g), setzt sich fort in das gewundene Harncanälchen f. Dieses geht in einen gestreckten, im Mark M liegenden Theil über, der anfangs nach dem Nierenbecken zu (e) verläuft, dann umbiegt und so eine Schleife, die Henle'sche Schleife, bildet. Der aufsteigende Schenkel der Schleife d geht in ein gewundenes Schaltstück (c) über, das wieder nach dem Nierenbecken zu umbiegt und in ein gerades Sammelröhrchen b sich fortsetzt. Die Sammelröhrchen vereinigen sich zu Röhren (a), die in den Markpyramidenspitzen in's Nierenbecken ausmünden. Die in die Rinde ragenden Theile der Henle'schen Schleifen und Sammelröhrchen heissen Markstrahlen.

Die Malpighi'schen Körperchen bestehen aus einem Gefässknäuel, dem Glomerulus (g), der in das sackförmig erweiterte blinde Anfangsstück des Harncanälchens, die Glomeruluskapsel, so eingestülpt ist, dass er von der Kapsel fast ganz umfasst wird. Das dem Gefässknäuel anliegende Blatt der Glomeruluskapsel besteht bei jüngeren Individuen aus kubischen, bei älteren aus abgeplatteten Zellen. Das äussere Blatt besteht aus platten vieleckigen Zellen.

Das äussere Blatt der Glomeruluskapsel setzt sich in die Wand des gewundenen Canälchens fort und besteht hier aus Zellen mit körnigem Protoplasma, das radiär (zum Drüsenlumen) gestreift ist. Die Henle'sche

Schleife, die gewundenen Schaltstücke und die Sammelröhrchen sind mit mehr weniger hohen cylindrischen Epithelzellen ausgekleidet.

Die Harncanälchen werden umhüllt von interstitiellem Bindegewebe, das auch die Gefässe trägt.

Die Zweige der Arteria renalis gehen vom Hilus bis zur Grenze zwischen Rinde und Mark vor (a, Fig. 10) und geben von hier aus Aeste ab, die radiär nach aussen verlaufen (b) und Zweige entsenden, von denen jeder zu einem Glomerulus (c) geht. Der Arterienast endigt nach Abgabe der Glomeruluszweige schliesslich in den Capillaren der äussersten Rindenschicht (d).

Jeder Glomerulus entsteht dadurch, dass die zuführende Arterie (Vas afferens) sich in eine Anzahl von Gefässschlingen theilt, die den Gefässknäuel bilden und dann sich wieder zu einem arteriellen Gefäss, dem Vas efferens (i) vereinigen, welch' letzteres aus dem Glomerulus austritt, und sich nun erst in Capillaren auflöst. Das Capillarnetz der Rinde bildet um die gewundenen Harncanälchen runde (g), in den Markstrahlen gestreckte Maschen (f). In die Marksubstanz gehen theils aus den Vasa afferentia der tiefsten Glomeruli, theils direct aus den Nierenarterienästen die Arteriolae rectae (k), die im Mark in gestreckte Capillaren, an den Papillen (m) in ein rundmaschiges Capillarnetz übergehen. Die Capillaren der Rinde gehen über in radiär verlaufende Venen (h), in die auch die feinsten Venen des Marks (l) münden.

3. Bedingungen der Nierensecretion.

a) Die Menge des secernirten Harns ist abhängig vom Druck in der Nierenarterie; sie nimmt ab, wenn (z. B. durch Blutentziehung) der Blutdruck vermindert ist, sie nimmt zu, wenn (z. B. durch Zubinden anderer Gefässe) der Druck in den Nierenarterien erhöht wird.

Erschwerung des venösen Abflusses (venöse Stauung) setzt die Harnsecretion herab, was dadurch bedingt zu sein scheint, dass die Harncanälchen von den stark erweiterten Capillaren und kleinsten Venen comprimirt werden.

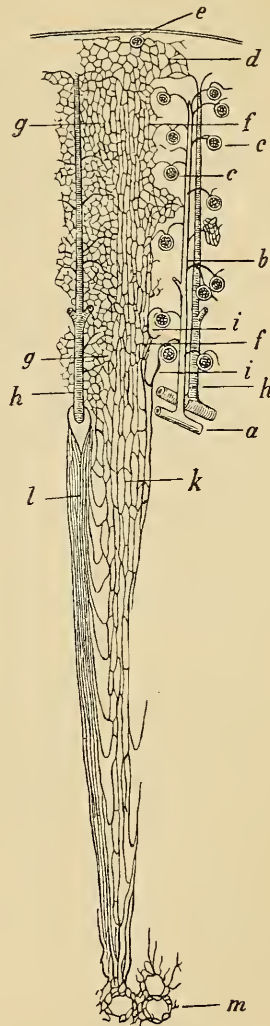


Fig. 10.
Schema der Nierengefässe.

b) Die Harnabsonderung stockt längere Zeit hindurch ganz, wenn man die Blutzufuhr zur Niere durch Compression der Nierenarterie nur für wenige Minuten unterbricht.

c) Es giebt gewisse Mittel, die, in den Körper eingeführt, die Harnsecretion steigern, z. B. Wasser, Harnstoff, Kochsalz, Natronsalpeter, Koffeïn, Traubenzucker. Die Wirkung dieser harntreibenden Mittel tritt auch noch auf, wenn die Harnabsonderung bei zu niedrigem Blutdruck ganz aufgehört hat. Anderseits giebt es Mittel, die die Harnsecretion hemmen, z. B. Atropin.

d) Ein Einfluss des Nervensystems auf die Nierensecretion — abgesehen von dem indirecten Einfluss der vasomotorischen Nerven — hat sich bisher nicht feststellen lassen.

Trotz der Abhängigkeit vom Blutdruck kann die Harnsecretion nicht lediglich auf einer Filtration von Flüssigkeit aus dem Blute durch die Wand der Harncanälchen in diese hinein beruhen, aus folgenden Gründen:

1. Die Zusammensetzung des Harns ist quantitativ anders, als die der eiweissfreien Blutflüssigkeit. Viele Substanzen (z. B. Harnstoff) kommen im Harn in weit grösseren Mengen vor, als im Blut.

2. Die schädigende Wirkung des Nierenarterienverschlusses wäre bei einem Filtrationsvorgang nicht begreiflich.

Es beruht daher die Harnsecretion auf einer besonderen Thätigkeit der Drüsenzellen. Die Drüsenzellen werden durch die kurze Hemmung der Blutzufuhr (durch Arteriencompression) für einige Zeit gelähmt, so dass sie nicht mehr secerniren können. Die harntreibenden Mittel regen, soweit sie nicht durch Veränderung des Blutdrucks wirken, die Thätigkeit der Zellen direct an.

Nach der zur Zeit herrschenden Annahme erfolgt die Nierensecretion so, dass durch die Zellen der Glomeruluskapsel vorwiegend das Wasser, durch die Zellen der gewundenen Harncanälchen die festen Bestandtheile des Harns abgesondert werden und dass auf dem Wege durch die Harncanälchen das Secret durch Wasserentziehung eingedickt wird.

Diese Annahme stützt sich auf die Beobachtung, dass indigschwefelsaures Natrium, das in's Blut eingespritzt in den Harn übergeht, sich bei seiner Ausscheidung nur im Inneren der Zellen der gewundenen Harncanälchen und weiter abwärts im Lumen der Harncanälchen selbst findet, niemals in den Zellen der Glomeruluskapseln.

Die meisten der im Harn ausgeschiedenen Substanzen werden nicht erst in der Niere gebildet, sondern in anderen Organen, und durch's Blut den Nieren zugeführt, um von diesen ausgeschieden zu werden. Manche Bestandtheile des Harns können aber auch vom Nierenparenchym selbst gebildet werden, z. B. Hippursäure. Die

Thatsache, dass das Nierenvenenblut venös ist und dass der ausgeschiedene Harn oft wärmer gefunden wird, als das in die Nieren einströmende Blut, weist übrigens darauf hin, dass in der Niere doch lebhafte Oxydationsprocesse sich abspielen.

Ausser den in der Norm durch die Nieren ausgeschiedenen Stoffwechselendproducten kommen hier auch Stoffe zur Ausscheidung, die zwar normale Bestandtheile des Organismus sind, aber aus irgend einem Grund in zu grosser Menge im Blut angesammelt waren (z. B. viele Salze, Traubenzucker bei Glycosurie), ferner Stoffe, die dem Körper fremdartig sind (z. B. Arzneistoffe: Jodkali, Salicylsäure, Santonin u. A.).

4. Harnentleerung.

Aus den Harncanälchen wird der Harn durch nachrückendes Secret in das Nierenbecken entleert. Aus den Nierenbecken gelangt der Harn durch peristaltische Bewegungen der beiden Ureteren in die Harnblase. Die Harnblase ist verschlossen durch den Tonus des Sphincter vesicae. Bei der Blasenentleerung erfolgt Nachlass des Sphinctertonus und Contraction des die Blase verengernden Detrusor vesicae. Die Nerven für die Blasenmuskeln verlaufen in den Kreuzbeinnerven, Lendennerven und im Sympathicus zur Blase. Ihr Centrum liegt im Lendenmark.

§ 8. **Die Schweisssecretion.**

1. Zusammensetzung des Schweisses.

Der Schweiss ist eine klare, ungefärbte Flüssigkeit von 1,003 bis 1,006 spec. Gewicht, von Reaction sauer, neutral oder alkalisch, von salzigem Geschmack, eigenartigem Geruch.

Er enthält: 0,91—0,85 % feste Bestandtheile, und zwar Salze 0,65 % (hauptsächlich NaCl), organische Substanzen 0,24 %, darunter Harnstoff 0,12 %.

Die Menge des täglich ausgeschiedenen Schweisses ist sehr verschieden. Die Schweisssecretion hängt mit der Wärmeregulation zusammen (siehe Kapitel XIII).

2. Secretion des Schweisses.

Die Schweissdrüsen sind lange unverästelte Röhrchen, die an ihrem unteren Ende einen rundlichen Knäuel von 0,3—0,7 mm Durchmesser bilden. Der Knäuel ist ein vielfach gewundener Canal mit einer einfachen Lage kubischer Zellen.

Die Schweisssecretion ist abhängig vom Nervensystem. Bei

Reizung des Ischiadicus oder Brachialis der Katze ist Schweisssecretion der Pfote beobachtet worden.

Auch die Schweisssecretion beruht nicht einfach auf Filtration, sondern auf specifischer Drüsenthätigkeit, weil sie nicht fortwährend vor sich geht und überdies in einem amputirten Beine durch Nervenreizung noch 20 Minuten nach der Amputation zu erhalten ist.

Die Schweissnerven verlaufen zuerst nach Austritt aus dem Rückenmark in sympathischen Bahnen und gesellen sich erst später den Extremitätennerven zu.

Centren für die Schweisssecretion sollen im Rückenmark liegen, denn nach hoher Rückenmarksdurchschneidung erfolgt bei Katzen durch Hitze oder Dyspnoë noch Schweisssecretion in den Hinterpfoten.

Ein dominirendes allgemeines Schweisscentrum wird in der Medulla oblongata angenommen. Die Schweisssecretion wird veranlasst durch psychische Einflüsse (Angstschweiss), Hitze, Erstickung, Gifte (Pilocarpin). Atropin wirkt hemmend auf die Secretion.

§ 9. Die Secretion des Hauttalgs.

Der Hauttalg ist eine ölige, halbflüssige Masse, die hauptsächlich aus Cholesterinestern der Fettsäuren besteht. Ueber die Zusammensetzung ist sonst noch wenig bekannt. Durch den Hauttalg werden Haut und Haare geschmeidig gemacht.

Die Hauttalgdrüsen bestehen aus einem Drüsenkörper, der aus einer Anzahl von Säckchen gebildet ist. Die Zellen der Drüsensäckchen sind aussen niedrige kubische Zellen, innen grosse rundliche Zellen, die den Drüsensack ganz ausfüllen und die durch ihren Zerfall das Secret bilden. Der vom Drüsenkörper nach aussen führende Drüsengang wird von einer Fortsetzung der äusseren Wurzelscheide des Haares, also von geschichtetem Plattenepithel gebildet.

Ueber einen Einfluss des Nervensystems auf die Talgsecretion ist nichts bekannt.

§ 10. Die Thränensecretion.

Die Thränen sind eine wasserhelle alkalisch reagirende, salzig schmeckende Flüssigkeit. Sie enthalten etwa 1 % feste Bestandtheile, hauptsächlich Salze (Kochsalz). Auch Eiweiss kommt in geringen Mengen in ihnen vor.

Die Thränendrüse ist wie die Eiweissdrüsen der Mundhöhle gebaut. Die Thränen werden continuirlich abgesondert. Ihre Secretion steht jedoch unter dem Einfluss des Nervensystems; sie wird verstärkt durch psychische Einflüsse (Weinen), ferner reflectorisch, wenn Fremdkörper die Conjunctiva reizen, und durch starke Belichtung des Auges.

Secretionsnerven verlaufen im Nervus lacrymalis des Trigeminus, im Nervus subcutaneus malae und im Halssympathicus.

Die Thränen strömen aus den Ausführungsgängen der Thränendrüse am äusseren Augenwinkel aus, fliessen im Conjunctivalsack nach dem inneren Augenwinkel und halten dadurch die Cornea und Conjunctiva feucht; sie entfernen auch auf diese Weise fremde Substanzen aus dem Conjunctivalsack. Im inneren Augenwinkel werden sie durch die Thränenpuncte der Caruncula lacrymalis aufgesogen und durch den Canalis naso-lacrymalis zur Nasenhöhle abgeleitet.

§ 11. **Milchsecretion.**

1. Zusammensetzung der Milch.

Die Milch ist eine weisse undurchsichtige Flüssigkeit von amphoter Reaction, schwach süssem Geschmack und 1,028—1,034 spec. Gewicht. Sie ist eine Flüssigkeit, in der kleinste Fetttröpfchen (von 0,0015—0,005 mm Durchmesser) suspendirt sind. Das Fett wird in Emulsion gehalten durch Caseïnhüllen um die Fetttröpfchen. Die allseitige Reflexion des Lichtes an den Fettkügelchen bedingt die weisse Farbe und die Undurchsichtigkeit der Milch.

Die Milch enthält 87,0 % Wasser und 13,0 % feste Bestandtheile.

Der Gehalt an festen Bestandtheilen ist bei jungen Frauen grösser als bei älteren.

Die festen Bestandtheile sind:

a) Eiweissstoffe (2,5 %),
hauptsächlich das Nucleoproteïd Caseïn, das bei der Labgerinnung gespalten wird in Paranucleïn, einen Eiweisskörper, der sich mit Kalksalzen zu unlöslichen Doppelsalzen verbindet (Käse) und ein in Lösung bleibender Eiweisskörper (Molkeneiweiss).

Neben Caseïn kommen in geringeren Mengen noch zwei durch Hitze coagulirbare Eiweisskörper: Lactalbumin und Lactglobulin in der Milch vor.

b) Kohlehydrate (6 %) und zwar Milchzucker (siehe S. 19). Beim Stehen der Milch geht der Milchzucker die Milchsäure-

gährung ein. Die gebildete Milchsäure bewirkt Ausfällung des Caseïns (saure Gerinnung).

c) Fette (4,0 %), in feinster Emulsion vertheilt, ungelöst. Es kommen ausser den Glyceriden der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure auch noch solche niedrigerer Fettsäuren (Buttersäure, Capron-, Caprylsäure) vor. Beim Stehen der Milch steigen die specifisch leichten Fettkügelchen nach oben und bilden hier die Rahmschicht.

d) Cholesterin, Lecithin und ein gelber Farbstoff in geringen Mengen.

Ausserdem soll die Milch Citronensäure in merklichen Mengen enthalten, die ebenfalls ein Product der Drüsenzellthätigkeit wäre.

e) Salze (0,5 %), vor allem Calciumphosphat, ferner Chlorkalium, Chlornatrium, sehr wenig Magnesiumsulfat, Eisen in Spuren. Das Calciumphosphat kommt theils als saures Salz gelöst, theils als neutrales Salz ungelöst suspendirt in der Milch vor.

Ferner enthält die Milch Gase, hauptsächlich Kohlensäure, weniger Stickstoff und Sauerstoff.

2. Bedingungen der Milchsecretion.

Die Milchsecretion erfolgt nur in der Lactationsperiode (nach der Geburt während des Stillens). Die Dauer der Lactationsperiode beträgt etwa 10 Monate.

Die Milchdrüse besteht während der Lactationsperiode aus 15—20 einzelnen tubulösen Drüsen, von denen jede einen auf die Brustwarze mündenden Ausführungsgang hat, der kurz vor seiner Mündung sich sackförmig erweitert.

Die Ausführungsgänge haben eine Wand von Cylinderepithel. Die eigentlichen Drüsenzellen bilden eine einfache Lage von Epithelzellen, deren Höhe sehr wechselt; sie sind niedrig, wenn der Drüsengang mit Secret gefüllt ist, kubisch cylindrisch bei leerem Drüsengang; in letzterem Falle enthalten sie zahlreiche Fetttropfen. Die Drüsenzellen gehen bei der Secretion nicht zu Grunde, bilden also nur das Secret und sondern es ab.

In den ersten Tagen nach der Geburt finden sich in der Milch die sogenannten Kolostrumkörperchen, kernhaltige Zellrudimente mit vielen Fetttröpfchen.

Das Nervensystem hat Einfluss auf die Milchsecretion, denn durch Gemüthsbewegungen kann Menge und Beschaffenheit der Milch verändert werden. Die Angaben über secretorische Nerven sind aber noch widersprechend.

Die Nahrung hat Einfluss auf Menge und Zusammensetzung der Milch. Reichliche Eiweissnahrung vermehrt den Eiweiss- und

Fettgehalt, Kohlehydratnahrung den Milchzuckergehalt der Milch. Fettnahrung dagegen steigert den Fettgehalt der Milch nicht. Caseïn und Milchzucker müssen erst in der Milchdrüse gebildet werden, denn sie kommen im Blute nicht vor.

Häufige Entleerung der Milch aus der Drüse (durch Anlegen des Säuglings oder Melken) steigert die Milchsecretion.

Kapitel VIII. **Die Nahrung.**

§ 1. **Nahrungsstoffe.**

Nahrungsstoffe sind solche Stoffe, die der Körper aufnehmen muss, um sich auf seinem materiellen Bestand zu erhalten, d. s. also Stoffe, aus denen er die durch die Lebensprocesse veränderten oder verbrauchten Bestandtheile neubilden, ergänzen und ersetzen kann.

Die Nahrungsstoffe werden eingetheilt in:

1. Kraftlose, d. s. solche Nahrungsstoffe, die dem Körper keine zu seinen Leistungen verwerthbare Kraft zuführen (Wasser und Salze).

2. Kraftliefernde, d. s. spannkraftreiche Substanzen, die bei ihrer physiologischen Verbrennung dem Körper die Kraft zu seinen Leistungen liefern, und zwar:
   a) stickstoffhaltige: Eiweiss;
   b) stickstofffreie: Kohlehydrate und Fette.

Die kraftliefernden Nahrungsstoffe pflegt man auch Nahrungsstoffe im engeren Sinne zu nennen.

Zu den kraftliefernden Nahrungsstoffen gehört streng genommen auch der eingeathmete Sauerstoff, weil nur durch die chemische Vereinigung der genannten kraftliefernden Stoffe mit dem Sauerstoff die chemischen Spannkräfte frei werden, die den Organismus zu seinen Leistungen befähigen.

Das eingeführte **Wasser** dient zum Ersatz des durch die Secrete, den Koth und die Exspirationsluft ausgeschiedenen Wassers. Das im Körper selbst durch Verbrennung der wasserstoffhaltigen organischen Substanzen entstehende Wasser (etwa 350 ccm in 24 Stunden) kann nur einen kleinen Theil dieses Wasserverlustes decken, da der erwachsene Mann hierzu täglich 2—2,5 Liter Wasser bedarf.

Die Grösse des Wasserbedarfs richtet sich nach der Grösse der Wasserabgabe durch Harn, Schweiss und Exspirationsluft.

Die zur Ernährung nöthigen **Salze** ersetzen zum Theil die aus den Gewebsflüssigkeiten durch die Ausscheidungsorgane entfernten Salze, zum Theil aber betheiligen sie sich auch am Aufbau gewisser organischer Substanzen (Nucleïne, Hämoglobin). Zu den Nährsalzen gehören:

Alkaliphosphate, sind betheiligt beim Aufbau der Gewebe. Nur bei Gegenwart von Kaliumphosphat kann sich die Zellsubstanz regeneriren.

Calcium- und Magnesiumphosphat, dienen hauptsächlich zum Aufbau des Skelets.

Eisensalze, dienen zur Bildung des rothen Blutfarbstoffs.

Der Bedarf an Eisen scheint allerdings in der Regel durch organisch gebundenes Eisen (eisenhaltige Nucleoalbumine), das zusammen mit den anderen Nahrungsstoffen in den Nahrungsmitteln vorkommt, so vollständig gedeckt zu werden, dass daneben ein Bedarf an Eisensalzen nicht mehr besteht.

Die bisher genannten Nährsalze sind schon in den gewöhnlich aufgenommenen Nahrungsmitteln in hinreichender Menge enthalten, so dass sie der Nahrung nicht besonders zugesetzt werden müssen. Anders verhält sich in dieser Hinsicht das

Kochsalz, das nicht nur zum Ersatz des aus den Körperflüssigkeiten an die Secrete abgegebenen Kochsalzes dient, sondern zugleich ein Genussmittel (siehe S. 101) ist, und desshalb in grösserer Menge aufgenommen wird, als dem eigentlichen Kochsalzbedarf entspricht. Kochsalz wird der Nahrung zugesetzt. Die durchschnittliche Kochsalzzufuhr für einen erwachsenen Mann beträgt etwa 17 g, der eigentliche Kochsalzbedarf dagegen nur etwa 2 g.

Das Bedürfniss der Kochsalzaufnahme ist bei Völkerschaften, die Vegetarier sind (Neger), grösser, als bei Fleisch essenden Völkern (Samojeden, Tungusen). Die Ursache dieser Erscheinung wird gesucht in dem grossen Gehalt der Vegetabilien an Kalisalzen. Das phosphorsaure Kalium geht im Körper mit dem Chlornatrium einen Umsatz ein, so dass Natriumphosphat und Chlorkalium entsteht. Das Blut sucht sich dieser Substanzen durch die Nieren zu entledigen. So würde durch die Kalisalze die Ausfuhr von Chlor und Natrium gesteigert werden und es müsste in der Nahrung mehr Chlor und Natrium aufgenommen werden.

Die Nährsalze ersetzen nicht nur die gleichartigen Salze des Körpers, sondern sie dienen auch zur Bildung anderer im Organismus vorhandener Salze, die nicht in der Nahrung aufgenommen werden (z. B. der Alkalicarbonate).

Anhaltender Mangel an Salzen in der Nahrung (Salzhunger) bei sonst ausreichender Ernährung bewirkt nach einiger Zeit Tod.

Von den brennbaren Nahrungsstoffen dient das **Eiweiss** zum Ersatz des bei der physiologischen Verbrennung zerstörten Körpereiweiss. Es giebt keine andere stickstoffhaltige organische Substanz, die, dem Körper zugeführt, ihn auf seinem Eiweissbestand zu erhalten vermag, ausser Eiweiss selbst. Das Eiweiss ist daher die zur Gewebsbildung unbedingt nothwendige Substanz. Aber nicht einmal alle Eiweissstoffe sind dazu im Stande, denn die Albuminoide (Leim) können das Organeiweiss des Körpers nicht vollständig ersetzen. Im Uebrigen scheinen die verschiedenen echten Eiweissstoffe (Proteïne, Proteïde, Proteosen) für den Ersatz des Körpereiweiss bei der Ernährung alle gleichwerthig zu sein. Jedenfalls ist es nicht nothwendig, dass dieselben Eiweissarten, die sich im Körper finden, auch in der Nahrung zugeführt werden müssen. So entsteht z. B. Hämoglobin, Nucleoalbumin im Körper zweifellos aus anderen Eiweissstoffen zusammen mit Eisen und Phosphor. Die Albuminoide des Körpers entstehen übrigens auch aus den echten Eiweissstoffen der Nahrung, nicht etwa aus den mit der Nahrung aufgenommenen Albuminoiden.

Das Eiweiss enthält sämmtliche, zum Ersatz der organischen Substanzen des Körpers nöthigen Elemente, Fette und Kohlehydrate nur einen Theil, nämlich nur Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Desshalb müsste das Eiweiss allein genügen, den Bedarf des Körpers an brennbaren Nahrungsstoffen zu decken. Thatsächlich kann man auch manche Thiere, nämlich die Fleischfresser, ausschliesslich mit Eiweiss ernähren. Der Mensch und die Pflanzenfresser lassen sich freilich nicht auf die Dauer nur mit Eiweiss ernähren, weil ausschliessliche Fleischkost, mit der in der Praxis die reine Eiweisskost durchgeführt werden muss, Verdauungsstörungen und dadurch Störungen des Allgemeinbefindens bewirkt.

Die **Fette** und **Kohlehydrate** dienen als Brennmaterial, das dem Körper Kraft zur Wärmebildung und Arbeitsleistung liefert. Die gleiche Bedeutung kommt im Stoffwechsel auch dem Leim zu. Man nimmt vielfach an, dass das Fett vorwiegend der Wärmebildung, die Kohlehydrate der Arbeitsleistung dienen, doch besteht in dieser Hinsicht wohl kein durchgreifender Unterschied zwischen beiden.

Da die Ernährung ausschliesslich mit Eiweiss wenigstens theoretisch möglich ist, so kann man die Grösse des **Nahrungsbedürfnisses** an kraftliefernden Nahrungsstoffen angeben durch die zur Ernährung nöthige Menge Eiweiss. Für den erwachsenen ruhenden Mann von 70 kg Gewicht müsste diese Menge täglich etwa 700 g betragen.

Ein Theil dieses Nahrungsbedürfnisses muss durch Eiweiss gedeckt werden. Dieser Theil heisst unentbehrliches Eiweiss; er darf auf täglich etwa 70 g geschätzt werden. Man hat wohl beobachtet, dass der Körper mit viel weniger Eiweiss auskam (40 g täglich), indess erstreckten sich solche Versuche nur immer über sehr kurze Zeit, so dass es doch fraglich ist, ob der Körper auf die Dauer mit so wenig Eiweiss auskommen könnte.

Der nach Abzug des unentbehrlichen Eiweiss verbleibende Rest des Nahrungsbedürfnisses kann durch Eiweiss, Leim, Fett oder Kohlehydrat oder Mischungen aus diesen Stoffen gedeckt werden. Das Verhältniss, in dem sich die Nahrungsstoffe hier gegenseitig vertreten können, ist geregelt nach dem Gesetz der Isodynamie, welches aussagt, dass solche Mengen der verschiedenen brennbaren Nahrungsstoffe als gleichwerthig zu erachten sind, die bei ihrer physiologischen Verbrennung gleiche Kraftmengen liefern. In runder Zahl ist in dieser Hinsicht an Kraftmenge gleich zu setzen:

2,3 g Eiweiss (Leim) = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrat.

Näheres darüber siehe Kapitel XIII: Wärmebildung.

Vor einer übertrieben schematischen Anwendung des Gesetzes der Isodynamie in der praktischen Ernährungslehre muss freilich gewarnt werden, da das Eiweiss sich doch in mancher Hinsicht im Stoffwechsel anders verhält, als Fett und Kohlehydrat (siehe darüber Kapitel XII: Gesammtstoffwechsel).

Als tägliches Kostmaass ist erforderlich:

Für den erwachsenen ruhenden Mann:

100 g Eiweiss, 60 g Fett, 400 g Kohlehydrat.

Für die erwachsene ruhende Frau:

90 g Eiweiss, 40 g Fett, 350 g Kohlehydrat.

Für den erwachsenen angestrengt arbeitenden Mann:

130 g Eiweiss, 100 g Fett, 500 g Kohlehydrat.

Bei alten Leuten und bei Kindern ist das absolute Nahrungsbedürfniss geringer.

Berechnet man dagegen das Nahrungsbedürfniss für 1 kg Körpergewicht, so ergeben sich für Kinder grössere Zahlen, als für Erwachsene, einmal weil dem wachsenden Organismus relativ mehr

Nahrung zugeführt werden muss, als dem erwachsenen, zweitens, weil der Stoffwechsel bei Kindern relativ grösser ist, als bei Erwachsenen, wegen des grösseren Verhältnisses der wärmeabgebenden Körperoberfläche zur wärmeproducirenden Körpermasse (siehe Kapitel XIII: Wärmebildung).

Es ergiebt sich pro Körperkilogramm ungefähr:

Alter	Eiweiss	Fett	Kohlehydrat
2—6 Jahr	3,7 g	3,0 g	10,0 g
7—15 „	2,8 „	1,5 „	9,0 „
Erwachsene	1,6 „	0,8 „	8,0 „

Ausser den bisher genannten Nahrungsstoffen nehmen wir in unserer Nahrung noch manche Stoffe auf, die zwar zur Erhaltung des Körperbestandes nicht nothwendig sind, die aber doch physiologische Bedeutung haben. Es sind das die **Genussmittel.** Diese enthalten Substanzen von specifischem Geschmack und Geruch, die auf das Nervensystem anregend einwirken, die Verdauungsthätigkeit, den Kreislauf fördern und dergl. Hierher gehören die Gewürze, ferner gewisse Alkaloide (Theïn in Thee und Kaffee, Theobromin im Cacao, Nicotin im Tabak).

Einige andere organische Stoffe (z. B. Pflanzensäuren, viele Alkohole u. A.) werden, wenn sie dem Körper einverleibt werden, ebenfalls in zweckmässiger Weise verbrannt und sind desshalb auch als kraftliefernde Nahrungsstoffe anzusehen, wenn ihre Einfuhr in den Körper auch nicht nothwendig ist. Was speciell den Aethylalkohol anlangt, so wird dessen Nährwerth dadurch illusorisch, dass er ein heftig wirkendes Nervengift ist und häufig in den Organismus eingeführt krankhafte Veränderungen der Organe bewirkt.

§ 2. Nahrungsmittel.

Die Nahrungsmittel sind die von der Natur uns gebotenen Gemische von Nahrungsstoffen. Sie werden eingetheilt in

1. Nahrungsmittel aus dem Thierreich;
2. Nahrungsmittel aus dem Pflanzenreich.

Die Zusammensetzung der Hauptrepräsentanten von Nahrungsmitteln ergiebt sich aus der folgenden Tabelle:

Tabelle der procentischen Zusammensetzung einiger Nahrungsmittel.

	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate	Wasser	Salze	Holzfaser
I. Animalische Nahrungsmittel.						
Mageres Ochsenfleisch	**20,0**	1,5	0,9	76,6	1,0	—
Fettes Schweinefleisch	**14,5**	**37,5**	0,6	43,6	1,0	—
Schellfischfleisch	**17,0**	0,5	—	80,5	1,5	—
Salmfleisch	**21,5**	**12,5**	—	64,5	1,5	—
Frauenmilch	**2,5**	**4,0**	**6,0**	87,5	0,5	—
Kuhmilch	**3,5**	**4,0**	**4,0**	87,0	0,7	—
Eier	**12,5**	**12,0**	—	73,5	1,0	—
II. Vegetabilische Nahrungsmittel.						
Leguminosen (Bohnen)	**24,5**	2,0	**52,0**	12,5	3,5	6,0
Reis	6,5	1,0	**78,5**	12,5	1,0	4,0
Feines Weizenmehl	**10,0**	1,0	**72,0**	13,5	0,5	0,3
Roggenmehl	**11,5**	2,0	**69,5**	14,0	1,5	1,5
Weizenbrot	**7,0**	0,5	**52,5**	35,5	1,0	0,3
Roggenbrot	**6,0**	0,5	**49,0**	40,5	1,0	0,6
Kartoffel	2,0	0,2	**20,7**	75,0	1,0	1,0
Kohl	2,5	0,5	**10,5**	88,0	1,0	1,5
Spargel	2,0	0.3	2,5	89,0	0,5	1,0
Obst	0,5	—	**10,0**	85,0	0,5	4,0

Im Allgemeinen enthalten die animalischen Nahrungsmittel vorwiegend Eiweiss und Fett. Mageres Fleisch enthält ausser Eiweiss nur unbedeutende Mengen brennbarer Nahrungsstoffe und kann daher praktisch als reine Eiweissnahrung angesehen werden. Butter ist fast reines Fett. Von den animalischen Nahrungsmitteln kommt nur der Milch, sowie der Leber eine nennenswerthe Menge Kohlehydrat (Milchzucker, resp. Leberglycogen) zu.

Die Vegetabilien enthalten dagegen vorwiegend Kohlehydrate, aber wenig oder kein Fett. Eiweiss kommt in allen Vegetabilien vor, in den Leguminosen sogar in beträchtlichen Mengen.

Im Einzelnen ist über die Nahrungsmittel noch Folgendes zu sagen:

Fleisch nennt man die Muskeln. Diese bestehen aus den eigentlichen Muskelfasern und dem Bindegewebe; erstere enthalten echte Eiweissstoffe, letzteres leimgebende Substanz. Je nach dem Verhältniss der Menge der Fasern und des Bindegewebes richtet sich der Eiweisswerth des Fleisches.

Der Fettgehalt des Fleisches ist je nach dem Grade der Mästung sehr verschieden.

Die Art der Zubereitung des Fleisches (Kochen, Braten etc.) ist für die Bedeutung des Fleisches als Nahrungsmittel gleichgültig. Auch das gekochte

Fleisch (Suppenfleisch) hat noch fast denselben Nährwerth, wie das rohe oder gebratene, es ist nur weniger schmackhaft, weil ihm die geschmackverleihenden Extractivstoffe entzogen sind und wird daher gerne gewürzt (mit pikanten Saucen etc.). Der Fleischbrühe kommen (abgesehen von den auf ihr schwimmenden Fettaugen und etwas Leim) keine brennbaren Nahrungsstoffe zu; man darf sie daher nicht „Kraftbrühe" nennen. Sie enthält ausser den Salzen (Kaliumphosphat) aber die Extractivstoffe (Kreatin, Xanthin), die ihr den angenehmen Geschmack und anregende Wirkung verleihen. Sie ist nur Genussmittel.

Ausser Muskelfleisch werden auch andere thierische Organe genossen, sie enthalten auch hauptsächlich Eiweiss; manche enthalten daneben viel Leim, nämlich diejenigen Organe, die hauptsächlich aus Bindegewebe bestehen.

Die **Frauenmilch** hat mehr Zucker, weniger Eiweiss und weniger Salze, als die **Kuhmilch.** Um die Kuhmilch der Frauenmilch ähnlich zu machen — was für Säuglingsernährung erforderlich ist — wird sie mit Wasser verdünnt und Milchzucker zugesetzt.

Das Eiweiss der Milch ist vorwiegend Caseïn. Das Caseïn der Kuhmilch gerinnt durch Lab in gröberen, derberen, den Verdauungssäften weniger leicht zugängigen Flocken, während das der Frauenmilch feinflockig ausfällt; desshalb vertragen Säuglinge oft die Kuhmilch nicht.

Aus den Kalksalzen der Milch wird das Skelet des wachsenden Organismus aufgebaut.

Der beim Stehen der Milch nach oben steigende oder auch durch Centrifugiren zu erhaltende Rahm (Fettkügelchen) liefert die **Butter;** die Aufbutterung geschieht durch Schlagen des Rahms, wobei die um die Fettkügelchen befindlichen Caseïnhüllen gesprengt werden, so dass die Kügelchen zusammenfliessen können.

Ungesalzene Butter besteht hauptsächlich aus Fett 90 % (Glyceride vorwiegend der Oel-, Palmitin-, Stearinsäure, in geringer Menge auch der Butter-, Capron- und Caprylsäure); sie enthält 8 % Wasser und 2 % Caseïn, Milchzucker und Salze. Die bei der Buttergewinnung zurückbleibende Magermilch oder Buttermilch darf noch als gutes Nahrungsmittel angesehen werden, weil sie noch viel Eiweiss (3—4 %) und Zucker (4 %) enthält.

Wird Milch durch Lab zur Gerinnung gebracht, so entsteht der **Käse** (Caseïngerinnsel); die zurückbleibende Milchflüssigkeit heisst Molken. Der Käse schliesst mitgerissene Fettkügelchen ein; er macht, nachdem die Molken ausgepresst ist, einen fäulnissartigen Process durch: das sogenannte „Reifen" des Käses. Dabei wird das Eiweiss theils peptonisirt, theils in Amidosäuren zersetzt; daneben werden Fettsäuren frei. Käse ist ein gutes Nahrungsmittel, weil er viel Eiweiss und Fett enthält. Der Fettkäse enthält 25 % Eiweiss und 30,5 % Fett, der Magerkäse 34,0 % Eiweiss und 11,5 % Fett.

Eierweiss enthält nur Eiweiss, das Eigelb ausser Eiweiss (Vitellin) hauptsächlich Fett, Lecithin und Cholesterin.

Die Vegetabilien enthalten alle eine Substanz, die in den animalischen Nahrungsmitteln nicht vorkommt, das ist die Holzfaser oder **Cellulose.** Diese wird im menschlichen Darm schwer oder gar nicht verdaut. Sie regt aber die peristaltischen Bewegungen des Darms an, wahrscheinlich durch mechanische Reizung der Darmmusculatur; daher kommt es, dass Vegetabilien schneller durch den Darm hindurch

bewegt werden, als Animalien. In Cellulosehüllen sind die eigentlichen Nahrungsstoffe der Vegetabilien eingehüllt und daher den Verdauungssäften nicht direct zugängig. Durch die Zubereitung der pflanzlichen Nahrung (Mahlen, Kochen, Backen) werden die Cellulosekapseln gesprengt, und so die Nahrungsstoffe den Verdauungssäften besser zugänglich gemacht.

Das pflanzliche Eiweiss ist dem thierischen hinsichtlich seiner Bedeutung als Nahrungsstoff vollständig gleichwerthig. Die Kohlehydrate sind in den Vegetabilien meistens als Stärke, weniger als Zucker (Traubenzucker, Fruchtzucker, Rohrzucker, Malzzucker) vorhanden. Durch die Zubereitung (Kochen) erleidet die Stärke schon Veränderungen (Quellung), die ihre Verdaulichkeit erhöht.

Die Nahrungsstoffe der **Cerealienfrüchte** oder Getreidekörner werden durch mechanische Zerkleinerung (Mahlen) in Mehl verwandelt und durch besondere Siebvorrichtungen von ihren Cellulosehüllen befreit, welch' letztere als Kleie abfallen.

Je mehr Kleie dem eigentlichen Mehl beigemischt ist, um so eiweissreicher ist es, da die eiweissreichste Schicht des Getreidekornes unmittelbar unter der Cellulosehülle liegt. Das Mehl dient zur Herstellung von Backwerk (Brot etc.); es verdankt seine Eigenschaft zu „backen“ einem Eiweissstoff, dem „Kleber“. Der Zusatz des hefehaltigen Sauerteigs zum Brotteig dient dazu, durch Zuckergährung Kohlensäuregas zu bilden, das den Teig auflockert. Zu manchen Broten (Schwarzbrot, Grahambrot) wird absichtlich kleienreiches Mehl verwendet, weil die Cellulose der Kleie die Darmperistaltik fördert und Darmverstopfung verhütet.

Die **Hülsenfrüchte** (Leguminosen) sind durch einen hohen Gehalt an Eiweiss ausgezeichnet. Sie enthalten keinen Kleber, können daher nicht zum Backen verwendet werden, dafür aber einen anderen Eiweisskörper, das Legumin, das mit kalkhaltigem Wasser gekocht unlöslichen Leguminkalk bildet. Daher muss man die Leguminosen mit kalkarmem (weichem) Wasser kochen, weil sie sonst hart bleiben.

Die Wurzelgewächse, Gemüse, Kräuter, Salate, Obst sind sehr wasserreich und müssen desshalb in grosser Menge aufgenommen werden, wenn sie einen Nähreffect haben sollen. Sie eignen sich desshalb nicht zu Hauptspeisen, sondern nur als Beigaben zu anderen, weil ihre alleinige Zufuhr ein zu grosses Volum der Speisen bedingen würde. Als Zuspeisen haben sie wegen ihrer Schmackhaftigkeit die Bedeutung der Genussmittel; ferner führen sie dem Körper die für die Darmperistaltik wichtige Cellulose zu.

Die Frage, ob der Mensch in seiner Nahrung die animalischen oder vegetabilischen Nahrungsmittel bevorzugen soll, ist dahin zu beantworten, dass er sich am zweckmässigsten von gemischter Kost ernährt, die etwa zu $^1/_3$ aus thierischen, zu $^2/_3$ aus pflanzlichen Nahrungsmitteln besteht. Die thierischen Nahrungsmittel eignen sich nicht allein zur Ernährung, weil sie gar keine Kohlehydrate und

meist zu viel Eiweiss enthalten, die pflanzlichen enthalten meist zu wenig Eiweiss und kein Fett. Auch der Bau der Verdauungsorgane des Menschen weist darauf hin, dass er in der Mitte zwischen reinen Fleischfressern und Pflanzenfressern steht. Das Gebiss zeigt weder die characteristischen Eigenschaften des Fleischfresser-, noch die des Pflanzenfressergebisses. Bei Fleischfressern ist die Länge des Darmcanals etwa das Fünffache der Körperlänge (vom Mund zum After gerechnet), bei Pflanzenfressern mehr als das 20fache. Die grosse Länge des Darmcanals bei Pflanzenfressern hat den Zweck, die schnellere Bewegung der Speisen durch den Darm zu compensiren durch grössere Darmlänge, da sonst die Nahrungsmittel zu wenig ausgenutzt würden. Der Mensch steht hinsichtlich seiner Darmlänge zwischen Fleisch- und Pflanzenfresser; sie beträgt etwa das Zehnfache der Körperlänge.

Mit ausschliesslicher Pflanzennahrung kann sich zwar der Mensch ernähren, wie der Vegetarismus zeigt. Indess liegen keine stichhaltigen Gründe vor, die für den vollständigen Ausschluss der Fleischnahrung sprechen. Alleinige Fleischnahrung verträgt der Mensch auf die Dauer nicht, weil sie Verdauungsstörungen bewirkt.

Da viele der von der Natur uns gebotenen Nahrungsmittel geruch- und geschmacklos sind, werden sie gewürzt. Die physiologische Bedeutung der Würzstoffe liegt darin, dass sie die Secretion der Verdauungssäfte und dadurch die Verdauung fördern und die Esslust anregen.

Von den Getränken, die vorwiegend Genussmittel sind (Kaffee, Thee, Cacao, alkoholische Getränke), kommt dem Cacao auch die Bedeutung als Nahrungsmittel zu, weil er viel Eiweiss (12 %), Kohlehydrate (13 %) und Fett (bei nicht entfettetem Cacao 49 %) enthält. Das Bier enthält zwar auch Nahrungsstoffe (Eiweiss bis zu 0,8 %, Kohlehydrate 5—6 %), kann aber nicht als Nahrungsmittel in Betracht kommen, weil bei Aufnahme erheblicher Mengen die schädliche Wirkung des Alkohols zu sehr in den Vordergrund tritt und überdies der Preis des Bieres im Vergleich zu seinem Nährwerth viel zu hoch ist.

Die Veranlassung zur Aufnahme der festen und flüssigen Nahrung, d. h. zum Essen und Trinken, sind Triebe, die von gewissen Organempfindungen: Hunger und Durst, hervorgebracht werden (siehe Kapitel XXVI).

Kapitel IX. **Verdauung der Nahrungsstoffe.**

Bei der Verdauung erleiden die meisten Nahrungsstoffe Veränderungen ihrer physikalischen und chemischen Eigenschaften, wodurch sie erst zur Aufnahme in's Blut geeignet werden. Nur wenige Nahrungsstoffe, z. B. Wasser, Salze, Traubenzucker, können nämlich

ohne Weiteres Bestandtheile unseres Körpers werden, während gerade die wichtigsten Nahrungsstoffe: Eiweissstoffe, Fette und viele Kohlehydrate nicht in der von der Natur uns gebotenen Form aufgenommen werden können.

Der eigentlichen Verdauung geht voraus eine mechanische Zerkleinerung der festen Nahrungsmittel durch Beissen und Kauen.

Die Verdauung selbst besteht darin, dass die unlöslichen oder zwar löslichen, aber nicht diffusiblen Nahrüngsstoffe löslich und diffusibel gemacht werden. Das wird bewirkt durch die Verdauungsfermente, welche die grossen Molecüle der nativen Nahrungsstoffe hydrolytisch spalten in kleinere Molecüle. So werden Eiweissstoffe in Proteosen, Stärke in Zucker, Fette in Fettsäure und Glycerin gespalten.

Die Organe, in denen die Verdauung vor sich geht, bilden den Verdauungsschlauch (Tractus intestinalis); er setzt sich zusammen aus Mund und Speiseröhre, Magen, Dünndarm und Dickdarm.

§ 1. Die Mundverdauung.

1. Mechanische Veränderungen der Speisen im Munde.

Die mechanischen Vorgänge im Munde bestehen in Beissen Kauen, Saugen.

Das **Beissen** bezweckt die Abtrennung geeigneter Stücke von festen Nahrungsmitteln.

Das Abgebissene, der Bissen, wird durch das **Kauen** zerkleinert, mehr oder weniger zu einem Brei zerrieben und mit dem schleimhaltigen Mundspeichel durchtränkt, so dass er weich, schlüpfrig und so zum Schlucken geeignet wird.

Beissen und Kauen erfolgt durch die Bewegung der oberen und unteren Zähne gegen einander. Dies geschieht durch die Bewegung des Unterkiefers gegen den Oberkiefer.

Der Unterkiefer wird gehoben (gedreht um eine durch seine beiden Gelenke gehende horizontale Achse) vom Musculus masseter, Temporalis, Pterygoideus internus beiderseits, herabgezogen vom Digastricus, Mylo- und Geniohyoideus. Beim Herabziehen muss das Zungenbein festgestellt sein, was durch Omo-, Sterno-, Thyreohyoideus und Sternothyroideus geschieht.

Der Unterkiefer wird in horizontaler Richtung nach vorne verschoben durch beide Pterygoidei externi, nach links durch den rechten Pterygoideus externus, nach rechts durch den linken Pterygoideus externus.

Der Bissen wird beim Kauen und Zermalmen zwischen den Zähnen gehalten durch den Buccinator aussen und die Zunge innen.

Der Genioglossus zieht die Zunge nach unten und vorn (Herausstrecken).

Der Hyoglossus zieht die Zunge nach unten und hinten.

Der Palato- und Styloglossus zieht die Zunge nach unten und oben.

Der Zungenkörper besteht aus verticalen, queren und longitudinalen Fasern. Durch Combination der Contractionen dieser Fasern kommen die mannigfachen Gestaltveränderungen der Zunge zu Stande.

Das **Saugen** dient der Aufnahme von flüssiger Nahrung. Es wird dabei ein negativer Druck in der Mundhöhle erzeugt und dadurch die aufzunehmende Flüssigkeit angesaugt.

Das Saugen geschieht in zweierlei Art:

a) entweder dadurch, dass nach Abschluss der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle (durch Erhebung des weichen Gaumens) ein Inspirationszug gemacht wird,

b) oder dadurch, dass die Mundhöhle gegen die Rachenhöhle durch Andrücken des hinteren Zungentheils an den Gaumen abgeschlossen und danach der Unterkiefer gesenkt und die Zunge vorne herabgezogen wird (reines Mundsaugen).

Der negative Druck in der Mundhöhle kann beim reinen Mundsaugen durch wiederholtes Ansaugen bis auf 700 mm Quecksilbersäule unter Atmosphärendruck gebracht werden.

2. Chemie der Mundverdauung.

Der Mundverdauung unterliegt von den Nahrungsmitteln nur die Stärke. Diese wird in gequollenem Zustande durch das Ferment des Speichels, das Ptyalin oder thierische Diastase, in Zucker gespalten.

Die thierische Diastase unterscheidet sich von der pflanzlichen (dem saccharificirenden Ferment der keimenden Gerste) dadurch, dass erstere bei einer Temperatur von 40° am stärksten saccharificirend wirkt, letztere bei 60°.

Das Ptyalin ist ein Körper von eiweissartiger Zusammensetzung. Es kann gewonnen werden zu Verdauungsversuchen durch Extraction frischer oder getrockneter Speicheldrüsen mit Wasser oder Glycerin.

Das Ptyalin wirkt am besten in neutraler Lösung. Durch Alkalien und ganz besonders schon durch Spuren freier Mineralsäuren wird das Ptyalin unwirksam gemacht und zerstört. Organische Säuren heben nur seine Wirksamkeit auf. Temperaturen über 60° zerstören das Ptyalin.

Bei der Verdauung der Stärke durch das Ptyalin wird hauptsächlich Maltose und nur wenig Traubenzucker gebildet. Nach neueren Angaben soll diese kleine Menge Traubenzucker nicht durch das Ptyalin direct aus Stärke, sondern durch ein zweites Speichelferment, die Glucase, aus der Maltose gebildet werden. Ptyalin selbst würde demnach nur Maltose bilden.

Bei der Bildung der Maltose aus Stärke treten eine Anzahl Zwischenproducte auf, die man Dextrine nennt. Diese Dextrine unterscheiden sich von einander durch ihr Verhalten gegen Jod und

werden, je nachdem sie sich mit Jod blau, roth oder gar nicht färben, Amylo-, Erythro- und Achroodextrine genannt.

Bei den reinen Fleischfressern enthält der Speichel kein Ferment; hier hat er also nur die Aufgabe, trockene Bissen feucht und schlüpfrig zu machen. Im Wasser lebende Säuger, die keine trockene Nahrung aufnehmen müssen, haben gar keine Speicheldrüsen.

Der Speichel dient überdies zum Feucht- und Reinhalten der Mundhöhle.

3. Das Schlucken.

Durch das Schlucken oder Schlingen wird die gekaute Speise in den Magen hinein bewegt.

Der Bissen wird von dem vorderen Theile der Zunge am harten Gaumen entlang hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben. Durch Reizung der dort in der Schleimhaut befindlichen sensiblen Nerven löst er einen Reflex aus, der zu einer kräftigen Contraction der Musculi mylohyoidei und hyoglossi führt. Dadurch wird die Schluckmasse nach hinten in den Oesophagus gedrängt.

Damit die Schluckmasse nur nach hinten entweicht, muss die Rachenhöhle gegen den Mund, die Nase und den Kehlkopf abgeschlossen sein. Das geschieht so:

Den Verschluss gegen die Mundhöhle bildet der hintere Theil der Zunge, der dem harten Gaumen anliegt, zusammen mit den ihm dicht anliegenden vorderen Gaumenbögen.

Der Verschluss des Rachens gegen die Nase erfolgt durch Hebung des weichen Gaumens (vom Levator palati mollis bewirkt), Vorwölbung der hinteren Rachenwand (durch den Constrictor pharyngis superior) und Annäherung der beiden hinteren Gaumenbögen zur Medianlinie hin. Der Verschluss gegen den Kehlkopf hin geschieht dadurch, dass der Mylo- und Geniohyoideus, sowie der Digastricus den Kehlkopf so hoch heben, dass Zungenwurzel und Kehldeckel den Kehlkopfeingang verdecken.

Der bisher beschriebene erste Theil des Schluckacts erfolgt mit solcher Kraft, dass die Schluckmasse oft schon dadurch allein bis zum Mageneingang befördert wird; das geschieht besonders bei flüssigen und weichen Speisen. Nur feste und zu trockene Speisen bleiben zunächst noch im Rachen und Anfangstheil der Speiseröhre liegen und werden von da weiter abwärts befördert erst durch den zweiten Theil des Schluckacts.

Der zweite Theil des Schluckacts, der sich an den ersten anschliesst, besteht in einer peristaltischen Bewegung, das heisst in einer von oben her beginnenden und nach unten fortschreitenden Einschnürung erst des Rachens (bewirkt durch die Constrictores pharyngis), dann des Oesophagus (Contraction der Ringmuskeln). Die nach einander sich einschnürenden Theile des Rachens und Oesophagus schieben dabei die Schluckmasse vor sich her.

Der Uebergang der Contraction von Querschnitt zu Querschnitt im

Oesophagus geschieht nicht durch directe Erregungsleitung in der Musculatur, sondern wird vom Centralnervensystem aus vermittelt. Bei einem durchschnittenen Oesophagus erfolgt die Contraction auch noch in dem unteren Stück, nachdem sie im oberen abgelaufen ist.

Die Innervation der Muskeln der Mund- und Rachenhöhle geschieht:

1. Vom 3. Ast des Trigeminus: Masseter, Temporalis, Pterygoideus internus und externus, Tensor palati mollis, Mylohyoideus, Vorderer Bauch des Digastricus.
2. Vom Facialis: Gesichtsmuskeln. Buccinator, hinterer Bauch des Digastricus, Levator palati mollis, Azygos uvulae.
3. Vom Glossopharyngeus und Vagoaccessorius: Stylopharyngeus, Constrictores pharyngis. Oesophagusmuskeln.
4. Vom Hypoglossus: Sämmtliche Zungenmuskeln einschliesslich des Geniohyoideus und Thyreohyoideus.

Die nervösen Centren, von denen aus der Kau-, Saug- und Schluckact ausgelöst wird, liegen im verlängerten Mark (siehe auch Kapitel XVIII).

§ 2. **Magenverdauung.**

1. Magenbewegungen.

Die beiden Oeffnungen des Magens, Cardia und Pylorus, sind für gewöhnlich durch die tonisch erregten Ringmuskeln verschlossen. Die Cardia öffnet sich durch Nachlass des Tonus ihres Muskels jedes Mal, wenn beim Schluckact die ringförmige Contraction des Oesophagus am unteren Ende angekommen ist. Der Pylorus öffnet sich ab und zu, um Theile des Mageninhalts in das Duodenum übertreten zu lassen.

Die Magenwand besteht aus zwei Theilen:

1. dem Fundustheil, der nur schwache Musculatur besitzt,
2. dem Pylorustheil oder dem Antrum pylori, der kräftig entwickelte Musculatur hat. Der Fundustheil kann gegen den Pylorustheil abgeschlossen werden durch einen Ringmuskel an der Grenze beider Theile.

Entsprechend der Vertheilung der Muskeln ist die Bewegung des Pylorustheils viel kräftiger, als die des Fundus. Im Pylorustheil kann durch Contraction der Muskeln ein Druck bis zu 130 mm Quecksilbersäule hervorgerufen werden, im Fundustheil nur bis zu 35 mm.

Die Bewegungen der Funduswand dienen dazu, die in den Magen gelangenden Speisen mit dem Magensaft zu vermischen, die Bewegungen des Pylorustheils dienen dagegen zur Entleerung des Mageninhalts in das Duodenum.

Die Zeit des Aufenthaltes der Speisen im Magen ist sehr verschieden. Flüssige und weiche Speisen werden schon bald nach der

Aufnahme in den Darm entleert, feste Speisen verweilen dagegen längere Zeit im Magen. 7—8 Stunden nach der Mahlzeit dürften auch die letzten Reste der aufgenommenen Speisen den Magen verlassen haben.

Zeit der Magenverdauung einiger Nahrungsmittel nach Beobachtungen an einem Mann mit Magenfistel:

Schweinefüsse	1 Stunde	
Salm, Forelle	1 „	
Gerstenschleim	1 „	30 Minuten
Milch	2 Stunden	
Kartoffeln, gebraten	2 „	
Bohnen, gekocht	2 „	
Truthahn	2 „	30 „
Weiche Eier	2 „	30 „
Beefsteak	2 „	30 „
Harte Eier	3 „	
Schaffleisch	3 „	30 „
Kartoffeln, gekocht	3 „	30 „
Fleisch, Gemüse, Suppe	3 „	30 „
Ente, gebraten	4 „	
Kalbfleisch, gebraten	4 „	
Schweinefleisch, gekocht	4 „	30 „
Kohl, gekocht	4 „	30 „
Schweinefleisch, gebraten	5 „	

Vom Magen werden noch Bewegungen ausgeführt, selbst wenn er ganz aus dem Körper ausgeschnitten ist. Die normale Erregung der Magenmusculatur scheint daher von den Ganglienzellen der Magenwand auszugehen. Aber auch das Centralnervensystem beeinflusst die Magenbewegungen. Es giebt motorische und hemmende Nervenfasern für den Magen ab, die im Vagus und Sympathicus verlaufen, und deren Centren in das verlängerte Mark, die Vierhügel und das Rückenmark verlegt werden.

Das **Erbrechen** besteht darin, dass der Mageninhalt nach Eröffnung der Cardia nach oben entleert wird. Es erfolgt hauptsächlich durch Contraction des Zwerchfells und der Bauchdeckenmuskeln, durch die der intraabdominale Druck so gesteigert wird, dass es zur Entleerung nach oben kommt. In geringem Grade ist auch der Pylorustheil des Magens beim Brechact betheiligt.

Das Erbrechen wird hervorgebracht reflectorisch (Reizung der sensiblen Nerven der Magenwand durch abnormen Mageninhalt) oder durch Arzneistoffe, die direct auf das im verlängerten Mark gelegene Brechcentrum wirken, oder durch psychische Einflüsse (Anblick ekelerregender Gegenstände).

2. Chemie der Magenverdauung.

Der in den Magen gelangende Speisebrei unterliegt zunächst noch der weiteren Wirkung des Speichelferments (amylolytisches Stadium der Magenverdauung), bis nach Verlauf von etwa einer halben Stunde durch die inzwischen erfolgte Secretion des sauren

Magensaftes der Mageninhalt stark sauer und dadurch die Weiterwirkung des Ptyalins aufgehoben wird. Es beginnt jetzt die Wirkung des Magensaftes auf die eingeführten Nahrungsstoffe.

Die wirksamen Bestandtheile des Magensaftes sind Pepsin, Salzsäure und das Labferment. Der Magensaft verdaut Eiweiss, invertirt Rohrzucker, bringt Milch zur Gerinnung, lässt aber Fette unverändert.

a) Die Eiweissverdauung.

Die Eiweissverdauung erfolgt durch die Einwirkung der freien Salzsäure und des Pepsins und besteht darin, dass das Nahrungseiweiss in Albumosen und Peptone gespalten wird.

Die Rolle der **Salzsäure** bei der Eiweissverdauung ist eine doppelte:

Erstens bringt sie die eingeführten festen Eiweisskörper mehr oder weniger zur Quellung und erleichtert dadurch die spätere Einwirkung des Pepsins.

Zweitens bewirkt sie in Gemeinschaft mit dem Pepsin die eigentliche Spaltung des Eiweiss.

Die Salzsäure kann zwar schon für sich allein Eiweiss in Albumosen und Peptone spalten, aber nur in stärkerer Concentration, bei Siedetemperatur oder bei längerer Wirkungszeit. Pepsin ohne Salzsäure kann das Eiweiss unter keinen Umständen spalten.

Vielleicht ist daher die eigentlich spaltende Substanz des Magensaftes die Salzsäure, während das Pepsin das Eiweiss spaltbar macht, also nur die Wirkung der Säure unterstützt. Die Wirkung der Salzsäure auf das Eiweiss ist aber keine fermentative, wie z. B. bei der Verzuckerung der Stärke, wo dieselbe Menge Säure unbegrenzte Mengen Stärke zu spalten vermag, denn bei der Eiweissverdauung wird die Salzsäure verbraucht, indem sie sich mit den Verdauungsproducten zu den sauer reagirenden Proteosenchlorhydraten verbindet und so unwirksam wird. Das Pepsin ist dagegen als Ferment unbegrenzt wirksam.

Das **Pepsin** ist eine ihrer chemischen Natur nach nur wenig bekannte Substanz, die aber zu den Eiweissstoffen gerechnet wird, weil alle für rein gehaltene Pepsinpräparate die elementare Zusammensetzung des Eiweiss zeigten und eine Reihe von Eiweissreactionen gaben. Das Pepsin wird durch Erhitzen, durch starken Alkohol und schon durch geringe Mengen von freiem Alkali zerstört. Letzteres erfolgt nicht bei Gegenwart von unverdautem Eiweiss, wahrscheinlich weil das Pepsin sich mit dem Eiweiss verbindet. Das Pepsin hängt sich nämlich an festes unverdautes Eiweiss an.

Um Pepsin zu Verdauungsversuchen zu gewinnen, wird Magenschleimhaut, besonders vom Fundustheil, mit Glycerin extrahirt oder mit 0,2 bis 0,4 %iger Salzsäure digerirt.

Die Pepsinverdauung verändert die durch Salzsäure für die Verdauung vorbereiteten Eiweisskörper, indem das Eiweiss durch hydrolytische Spaltung in Albumosen und Peptone zerlegt wird. Die dabei nach einander auftretenden Spaltungsproducte sind:

1. Neutralisationspräcipitat, fällbar durch Neutralisiren der Lösung. Unter den ersten Producten der Pepsinverdauung, speciell von geronnenem Eiweiss, findet sich auch ein durch Hitze coagulirbares, das aber rasch weiter verdaut wird.

2. Primäre Albumosen, Protalbumose und Heteroalbumose, fällbar aus neutraler Lösung durch Sättigen mit Kochsalz.

3. Eine Deuteroalbumose, die aus saurer Lösung durch Sättigung mit Kochsalz gefällt wird.

4. Eine Deuteroalbumose, die durch Sättigung der Lösung mit Ammoniumsulfat gefällt wird.

5. Peptone (nicht fällbar durch Ammoniumsulfat) siehe S. 32.

Bei der Pepsinverdauung wird nie alles Eiweiss vollständig peptonisirt; die Menge der entstandenen Peptone beträgt z. B. bei kristallisirtem Pferdeserumalbumin nur die Hälfte des ursprünglichen Eiweiss; der Rest bleibt Deuteroalbumose.

Die einzelnen Proteïne, auch die vegetabilischer Herkunft, liefern Proteosen, die von einander nur wenig verschieden sind.

Die Proteïde werden durch Magensaft vorerst in ihre Componenten gespalten, nachher wird das abgespaltene Eiweiss, wie die Proteïne, verdaut. Die Nucleïne werden durch den Magensaft nicht gelöst; so bleibt z. B. bei der Caseïnverdauung unlösliches Paranucleïn zurück.

Von den Albuminoiden wird nur Collagen und Elastin durch Pepsin verdaut. Das Collagen geht dabei unter Quellung vorerst in sein Hydrat, den Leim, über, aus dem durch hydrolytische Spaltung die den Proteosen ähnlichen Gelatosen (Leimpeptone) entstehen. Elastin wird vom Magensaft schwer verdaut; peptonartige Producte entstehen dabei nicht.

Der Verlauf der Eiweissverdauung durch Magensaft ist abhängig:

1. Von der Menge der freien Salzsäure. Am günstigsten für die Verdauung ist ein Gehalt von 0,2—0,4 % an freier Salzsäure.

Die Acidität des Magensaftes ist kein Maass für die vorhandene freie Salzsäure, weil erstens der Magensaft freie organische Säure, besonders Milchsäure, enthalten kann, und zweitens auch die Proteosenchlorhydrate sauer reagiren (siehe S. 111). Freie Salzsäure

im Magensaft ist nur das, was die Günzburg'sche Reaction giebt (siehe S. 81).

Wie künstliche Verdauungsversuche lehren, kann die Salzsäure auch durch andere Säuren vertreten werden, doch stehen alle der Salzsäure an Wirksamkeit nach. Die häufig im Magensaft vorkommende Milchsäure, entstanden durch Gährung aus Kohlehydraten, hat demnach auch verdauende Wirkung; sie ist aber kein normaler Bestandtheil des Magensaftes und daher ihre Betheiligung an der Verdauung nur eine zufällige.

2. Von der Menge des Pepsins. Die Verdauungsintensität nimmt mit steigendem Pepsingehalt bis zu einer gewissen Grenze zu und zwar proportional der Quadratwurzel aus den Pepsinconcentrationen.

3. Von dem Quellungsvermögen und der Art des zu verdauenden Eiweiss. Das stark quellungsfähige Fibrin wird rascher verdaut, als das wenig quellende geronnene Hühnereiweiss, natives Eiweiss leichter als coagulirtes, thierisches leichter als pflanzliches.

4. Von der Temperatur. Der Magensaft wirkt am besten bei 37—40° C. Bei 0° verdaut er nicht mehr, bei 80° wird das Pepsin zerstört.

5. Von der Anwesenheit der Verdauungsproducte.

Alle fermentativen hydrolytischen Processe werden durch die entstehenden und sich anhäufenden Producte im weiteren Verlaufe verzögert und zuletzt ganz sistirt. Bei der Pepsinverdauung muss allerdings die Menge der angehäuften Proteosen schon sehr gross sein, bis es zu einem völligen Stillstand der Verdauung kommt. Dieser Einfluss der Verdauungsproducte kommt im Magen aber wohl kaum zur Geltung, weil die Producte immer gleich weggeschafft werden.

Die Verdauungsproducte können auch dadurch die Verdauung hindern, dass sie durch chemische Bindung die Salzsäure unwirksam machen, so dass es an freier Salzsäure mangelt. Zufuhr von Säure bringt in dem Falle die Verdauung wieder in Gang.

6. Salze können die Pepsinverdauung hemmen oder aufheben durch Verhinderung der Quellung oder durch Fällung des Pepsins. Letzteres bewirkt auch Alkohol in stärkerer Concentration.

Selbstverdauung des Magens. Wird ein Stück ausgeschnittener Magenschleimhaut mit 0,2%iger Salzsäure bei 40° digerirt, so verdaut es sich selbst. Warum in der Norm die Magenschleimhaut sich nicht selbst verdaut, ist noch nicht hinreichend chemisch und physikalisch zu erklären, beruht aber wahrscheinlich auf den specifischen Lebenseigenschaften der die Schleimhaut bekleidenden Epithelzellen.

b) Die Inversion des Rohrzuckers.

Der Rohrzucker wird im Magen invertirt, d. h. gespalten in Dextrose und Lävulose, und zwar durch die freie Salzsäure.

c) Die Gerinnung des Caseïns.

Das Caseïn der Milch gerinnt im Magen, bevor es verdaut wird. Die Gerinnung wird bewirkt durch ein Ferment, das Labferment, durch welches das Caseïn nicht etwa, wie man früher annahm, nur in eine unlösliche Modification umgewandelt, sondern zunächst gespalten wird in Paracaseïn und einen löslichen Eiweisskörper, den man Molkeneiweiss nennt. Das Paracaseïn verbindet sich mit Kalk zu einer unlöslichen Verbindung, dem Käse. Für die Caseïngerinnung ist daher die Anwesenheit von löslichen Kalksalzen erforderlich, und sie kann gehemmt werden durch Ausfällen der Kalksalze (z. B. mittelst oxalsauren Salzen) aus der Milch.

Das Labferment, eine Substanz von unbekannter chemischer Zusammensetzung, besitzt die allgemeinen Eigenschaften der Fermente (siehe S. 36). Es ist nicht nur in saurer, sondern auch in neutraler und alkalischer Lösung wirksam.

Das Lab, das zur Käsebereitung benutzt wird, wird gewonnen durch Extraction von Kälbermagen.

Ueber den Zweck der Milchgerinnung siehe S. 125.

Der Magensaft hat ausser der bisher erwähnten verdauenden Wirkung noch ganz besondere Bedeutung als desinficirendes Mittel, durch das krankheits- und fäulnisserregende Bacterien, die mit den Speisen in den Magen kommen, getödtet und so unschädlich gemacht werden. Diese bactericide Wirkung kommt vor allem der freien Salzsäure zu, aber auch den sauer reagirenden Verbindungen der Proteosen mit Salzsäure.

Wie Beobachtungen an Hunden und an operirten Menschen ergeben haben, kann auch nach Exstirpation des Magens die Ernährung noch normal vor sich gehen, wenn keimfreie Nahrung in kleinen Mengen öfters verabreicht wird. Man nimmt desshalb an, dass die Aufgabe des Magens hauptsächlich darin bestehe, erstens die Speisen zu desinficiren und zweitens als Behälter die Aufnahme einmaliger grösserer Mengen von Speisen zu ermöglichen, um dann von seinem Inhalt allmählich an den Darm soviel abzugeben, als dieser digestiv bewältigen kann. Die verdauende Wirkung wäre nach dieser Ansicht nebensächlich, zumal ja der Pankreassaft allein zur Eiweissverdauung ausreicht.

§ 3. Die Darmverdauung.

1. Die Bewegungsvorgänge des Darmcanals.

Die Darmwand vollführt bei der Verdauung Bewegungen, die man peristaltische Bewegungen nennt. Diese bestehen in periodisch auftretenden localen ringförmigen Einschnürungen, die durch die Contraction der Ringmuskeln bewirkt werden und die vom Pylorus beginnend sich in der Richtung zum After hin wellenförmig fortpflanzen. Durch diese Bewegungen wird der Speisebrei (Chymus) in der Richtung vom Pylorus zum After getrieben und zugleich mit den Verdauungssäften des Darmcanals vermischt.

Ausser der Peristaltik beobachtet man auch hin- und hergehende Bewegungen einzelner Darmschlingen, die ebenfalls zur Vermischung der Speisen mit den Verdauungssäften dienen.

Die Ursache der peristaltischen Bewegungen liegt vor allem im Darm selbst, da auch ausgeschnittene Darmschlingen noch spontane Bewegungen zeigen. Bei directer Reizung einer Stelle des Darms beginnt die Contraction an der gereizten Stelle und breitet sich von da nach oben und unten aus. Die Contractionen werden wahrscheinlich von den in der Darmwand befindlichen Nervengeflechten aus ausgelöst.

Ausserdem ist die Peristaltik abhängig vom Centralnervensystem. Der Vagus ist motorischer Nerv für die Ringmusculatur. Nach Reizung des Nervus Vagus erhält man verstärkte Peristaltik.

Der Nervus splanchnicus enthält Hemmungsfasern für die Ringmuskeln. Reizung des Splanchnicus bewirkt Hemmung der Peristaltik.

Die Contraction der Längsmuskeln des Darms ruft Erweiterung des Darmrohrs hervor. Motorischer Nerv für die Längsmuskeln soll der Splanchnicus, Hemmungsnerv der Vagus sein.

2. Chemie der Darmverdauung.

Der allmählich aus dem Magen in den Darm übergetretene Speisebrei unterliegt, so lange er noch freie Salzsäure enthält, der Weiterwirkung des Pepsins. Die freie Salzsäure wird aber bald neutralisirt durch die alkalisch reagirenden Secrete, mit denen die Speisen jetzt in Berührung kommen. Es sind drei Secrete: Pankreassaft, Galle und Darmsaft, von denen dem Pankreassaft aber die grösste Bedeutung für die Verdauung zukommt.

A. Pankreasverdauung.

Der Pankreassaft saccharificirt Stärke, peptonisirt

Eiweiss und spaltet Neutralfette in Glycerin und Fettsäure. Dies wird bewirkt durch drei Fermente: Pankreasdiastase, Trypsin und das fettspaltende Steapsin.

1. Die Wirkung der Pankreasdiastase.

Die Pankreasdiastase scheint identisch mit dem Ptyalin zu sein. Sie spaltet die Stärke gerade so wie dieses. Es entstehen aus Stärke nach- und nebeneinander Amylo-, Erythro-, Achroodextrin, Maltose und zuletzt ebenfalls Traubenzucker. Die Menge des entstandenen Traubenzuckers ist etwas grösser als bei der Ptyalinverdauung, vielleicht desshalb, weil im Pankreassaft mehr Glucase enthalten ist, als im Speichel.

2. Die Trypsinverdauung.

Das Trypsin ist ein Ferment, das die Eiweissstoffe besonders gut bei alkalischer, weniger gut bei saurer Reaction spaltet. Diese Eiweissspaltung unterscheidet sich von der durch Pepsin folgendermaassen:

a) Die Eiweissspaltung durch Trypsin geht weiter als die durch Pepsin. Die Pepsinwirkung ist abgeschlossen mit der Bildung von Pepton, durch Trypsin dagegen werden einige Peptone noch weiter gespalten in Leucin, Tyrosin und Asparaginsäure (siehe S. 24). Die durch Trypsin spaltbaren Peptone werden Hemipeptone, die nicht spaltbaren Antipeptone genannt.

b) Während das Pepsin Nucleïn nicht, wohl aber Collagen verdaut, wird vom Trypsin wohl Nucleïn, nicht aber Collagen gelöst. Leim dagegen wird vom Trypsin leicht verdaut. Die Leimpeptone werden vom Trypsin nicht in Amidosäuren gespalten. Elastin wird vom Pepsin schwer, vom Trypsin sehr leicht gelöst.

c) Die Eiweissverdauungsproducte des Pepsins hemmen intravenös injicirt die Blutgerinnung, die des Trypsins nicht.

d) Das Drehungsvermögen sämmtlicher Pepsinverdauungsproducte ist grösser als das Drehungsvermögen des unverdauten Eiweiss, das der Trypsinverdauungsproducte kleiner.

e) Das Pepsin verdaut in freier Salzsäure das Trypsin, das Trypsin aber in alkalischer Lösung nicht das Pepsin.

Das Trypsin wird im Darmcanal nicht vom Pepsin verdaut, weil die freie Salzsäure, sofern sie nicht schon durch die Proteosen gebunden ist, neutralisirt wird von den alkalischen Verdauungssäften des Darms.

Was den Gang der Eiweissverdauung durch Trypsin anlangt, so entstehen im Allgemeinen ähnliche Zwischenproducte, wie bei der Pepsinverdauung. Aus geronnenem Eiweiss entsteht dabei zunächst eine beträchtliche Menge gelöstes, durch Hitze coagulirbares Eiweiss. Protalbumose und Heteroalbumose treten nicht auf, sondern gleich Deuteroalbumose.

Um Trypsin zu Verdauungsversuchen zu erhalten, wird das Pankreas mit stark verdünnter Essigsäure digerirt und dann das Ferment mit Glycerin extrahirt. Das Trypsin ist im Pankreas nicht als actives Ferment, sondern nur als Zymogen enthalten, das erst durch verdünnte organische Säure in das wirksame Ferment übergeführt wird. Auch das aus Pankreasfisteln gewonnene Secret enthält häufig nur das Zymogen, das erst in Berührung mit dem sauren Speisebrei zu wirksamem Trypsin wird.

3. Die Fettverdauung.

Das Steapsin des Pankreassaftes ist ein Ferment, das die Neutralfette hydrolytisch spaltet in Glycerin und freie Fettsäuren. Sofern Alkalicarbonat im Darminhalt vorhanden ist, bilden die letzteren dann lösliche Seifen. Aber auch freie Fettsäuren werden aufgelöst und zwar durch die gallensauren Alkalien.

Es ist zur Zeit noch unentschieden, in welchem Umfange die Fette gespalten werden. Bisher hat die Anschauung geherrscht, dass nur ein kleiner Theil der Fette gespalten, der grössere Rest dagegen durch die gebildeten Seifen emulgirt (siehe S. 21) und in Form der Emulsion resorbirt werde. Neuerdings wird jedoch behauptet, dass alles Fett erst gespalten werde, ehe es zur Resorption gelange. Nach Pankreasexstirpation ist die Resorption der Fette herabgesetzt. Es kommt in diesem Falle aber noch zu Fettspaltung durch die Darmfäulniss.

B. Die Bedeutung der Galle für die Verdauung.

Die Galle enthält keine Fermente, verdaut also selbst nicht; sie befördert aber die Verdauungsvorgänge

1. dadurch, dass sie sich an der Neutralisation der freien Salzsäure betheiligt, mithin die Wirkung des Pepsin auf das Trypsin aufhebt und überhaupt den in den Darm gelangenden Speisebrei für die Einwirkung der Pankreasfermente vorbereitet;

2. dadurch, dass sie die Fettspaltung durch Steapsin begünstigt und die freien Fettsäuren löst.

Ausserdem spielt die Galle eine wichtige Rolle bei der Resorption der Fette (siehe Kapitel X).

Von einigen Autoren wird der Galle auch fäulnisswidrige Wirkung zugeschrieben, von anderen wird diese Wirkung geleugnet.

C. Die Bedeutung des Darmsaftes für die Verdauung.

Der Darmsaft enthält neben einem diastatischen ein invertirendes Ferment, durch das Rohrzucker in Dextrose und Lävulose übergeführt wird. Durch den Darmsaft geschieht auch die Spaltung des Milchzuckers, der nicht als solcher resorbirt wird. Diese Wirkung des Darmsaftes soll auf einem Lactase genannten Ferment beruhen.

Die Angaben über andere Fermente im Darmsaft lauten widersprechend.

Im Uebrigen begünstigt der Darmsaft durch seinen Alkaligehalt die Wirkung der Pankreasfermente und durch seinen Mucingehalt die Bewegung des Chymus und die Kothbildung.

§ 4. Die Darmfäulniss.

Im Darmcanal, besonders im unteren Theile des Dünndarms gehen Fäulnissprocesse vor sich, die durch Mikroorganismen bewirkt werden und die eine chemische Veränderung des Darminhaltes zur Folge haben.

Die Veränderung der Nahrungsstoffe durch die Darmfäulniss ist in mancher Hinsicht der Verdauung gleichartig, in anderer unterscheidet sie sich wesentlich davon.

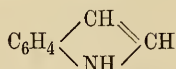
Aus **Eiweiss** entstehen bei der Fäulniss:

1. Albumosen und Peptone.

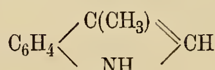
2. Amidosäuren und Ammoniak, bei der Fäulniss des Leims auch Glycocoll.

3. Phenol, Parakresol, Indol, Skatol, Phenylpropionsäure, Phenylessigsäure, Paraoxyphenylessigsäure, Paraoxyphenylpropionsäure (Hydroparacumarsäure).

Das **Indol,** C_8H_7N, hat die Constitution:



Das **Skatol,** C_9H_9N, hat die Constitution:



Ein Theil der aromatischen Fäulnissproducte des Eiweisses wird resorbirt, hier zum Theil oxydirt (Indol zu Indoxyl, Skatol zu Skatoxyl) und theils ohne weiteres (aromatische Oxysäuren), theils mit Schwefelsäure gepaart (zu Phenol-, Indoxyl- und Skatoxylschwefelsäure) durch den Harn ausgeschieden.

4. Gase: flüchtige fette Säuren, Kohlensäure, Wasserstoff, Sumpfgas und Schwefelwasserstoff.

Die Fäulniss führt also wie die Pepsin- und Trypsinverdauung auch zur Bildung von Proteosen aus Eiweiss; die Spaltung geht ferner wie bei der Trypsinverdauung weiter als die durch Pepsin. Dabei besteht aber zwischen der Spaltung durch Trypsin und der

durch Fäulniss der wesentliche Unterschied, dass in letzterem Falle die aromatischen Zersetzungsproducte (Phenole, Oxysäuren, Indol und Skatol) gebildet werden, die bei der Trypsineinwirkung nicht entstehen.

Die **Fette** werden durch die Darmfäulniss in Glycerin und Fettsäure gespalten und die Fettsäuren theilweise noch weiter in niedrigere Fettsäuren zersetzt.

Aus **Kohlehydraten** entstehen durch Fäulniss Alkohol, Milchsäure, Essigsäure, Bernsteinsäure. Stärke wird theilweise vorerst verzuckert. Auch die unverdauliche Cellulose unterliegt der Darmfäulniss, wobei aber kein Zucker, dagegen organische Säuren (Essigsäure, Valeriansäure u. A.), Kohlensäure, sowie Methan gebildet werden. Durch die Zersetzung der Cellulose können die von ihr eingeschlossenen Nahrungsstoffe noch den Verdauungssäften zugängig gemacht werden.

Von den Umwandlungen der Bestandtheile der Verdauungssäfte durch die Fäulniss seien erwähnt: die Bildung des Dyslysin aus Cholalsäure und die Bildung des Kothfarbstoffs Stercobilin aus den Gallenfarbstoffen.

§ 5. Die Kothbildung und die Ausnützung der Nahrungsstoffe.

1. Zusammensetzung des Kothes.

Die unverdauten und nicht resorbirten Reste der Nahrung und die dem Körper nutzlosen Bestandtheile der Secrete des Verdauungsschlauches werden als **Koth** (Fäces) durch den After entleert.

Der Koth enthält:

1. Unverdaute und nicht resorbirte Nahrungsbestandtheile.

Dahin gehören Pflanzenreste, Keratinsubstanzen, Nucleïn, ferner Muskelfasern, Bindegewebstheile, Caseïnklümpchen, Stärkekörner und Fett, Hämatin.

2. Reste der Verdauungssäfte, z. B. Cholalsäure, das aus Gallensäuren gebildete Dyslysin, Gallenfarbstoffe, Cholesterin, Mucin.

3. Abgestossene Darmepithelzellen und deren Zerfallsproducte.

4. Producte der Darmfäulniss: Skatol, Indol, Schwefeleisen, Fettsäuren. Mit dem Koth werden auch die gasförmigen Producte der Darmfäulniss entleert (Sumpfgas, Schwefelwasserstoff).

5. Mineralstoffe der Nahrung und der Darmexcrete.

Schliesslich finden sich im Koth Parasiten und Spaltpilze verschiedener Art.

Die Reaction des Kothes kann neutral, sauer oder alkalisch sein.

Der Geruch des Kothes wird durch Skatol, Indol und andere flüchtige Substanzen bedingt.

Die Farbe des Kothes ist gewöhnlich hell- oder dunkelbraun; der Farbstoff ist bei der Darmfäulniss aus Bilirubin hervorgegangen, er heisst Stercobilin.

Im Dickdarm wird der Koth durch Wasserresorption eingedickt und zu Kothballen geformt.

Die Menge des täglich abgegebenen Kothes beträgt für gewöhnlich etwa 120—150 g mit 30—70 g Trockensubstanz.

2. Ausnützung der Nahrungsstoffe.

Die Entleerung unverdauter Nahrungsstoffe durch den Koth lehrt, dass nicht alle mit der Nahrung aufgenommenen Nahrungsstoffe vom Körper ausgenutzt werden.

Den Grad der Ausnützung der Nahrungsstoffe giebt man an durch den Theil der eingenommenen Nahrungsstoffe, der wirklich resorbirt und so dem Körper nutzbar wird. Der Grad der Ausnützung könnte dadurch bestimmt werden, dass man von der ganzen in den Mund eingeführten Menge eines Nahrungsstoffes den im Koth wieder erschienenen Theil subtrahirt. Da sich indess der Theil des Kothes, den die unverdauten Nahrungsstoffe bilden, allein nicht genau genug bestimmen lässt, so fehlen uns noch ganz genaue Daten über den Grad der Ausnützung. Die Ausnützung der Nahrungsmittel muss berücksichtigt werden bei der Berechnung der Kost des Menschen. Sie ist bei verschiedenen Nahrungsmitteln verschieden. Die thierischen Nahrungsmittel werden im Allgemeinen fast ganz ausgenützt, die pflanzlichen dagegen weniger gut.

Es werden resorbirt

	Eiweiss	Fett	Kohlehydrat
von Fleisch	97 %	95 %	—
„ Ei	97 %	95 %	—
„ Milch	89—99 %	95—97 %	100 %
„ Weissbrod	78 %	—	99 %
„ Schwarzbrod . . .	68—78 %	—	89 %
„ Kartoffeln	68 %	96 %	92 %
„ Gelbe Rüben . . .	61 %	94 %	82 %.

Die Ursache der schlechten Ausnützung der pflanzlichen Nahrung ist folgende:

1. Der Zutritt der Verdauungssäfte zu den eigentlichen Nahrungsstoffen ist bei Pflanzen vielfach durch die Cellulosehüllen, in denen die Nahrungsstoffe eingeschlossen sind, gehindert.

Pflanzliche Nahrungsmittel werden daher um so besser ausgenützt, je mehr die Nahrungsstoffe durch die Art der Zubereitung von ihren Cellulosehüllen befreit sind.

2. Die Cellulose regt, wahrscheinlich durch mechanische Reizung, die Darmperistaltik an; die pflanzlichen Nahrungsmittel werden daher schneller durch den Darm bewegt, als die thierischen, und zwar so schnell, dass sie schon wieder ausgestossen werden, ehe sie ganz ausgenützt sind.

3. Die Kothentleerung.

Der Anus wird verschlossen gehalten durch den Tonus des Sphincter ani internus und externus. Der Tonus der äusseren Sphincteren wird verstärkt durch den Musculus levator ani, der wie eine Schleife um den Mastdarm herumgreift. Bei der Kothentleerung erfolgt Nachlass des Tonus der Sphincteren; dadurch wird dem Koth der Durchtritt nach aussen gestattet.

Die Entleerung des Kothes selbst wird hervorgebracht durch die peristaltischen Bewegungen des Mastdarms, die unterstützt werden durch die Bauchpresse. Die Muskeln der Bauchpresse sind das Zwerchfell und die Muskeln der Bauchdecke.

Das Centrum für die Kothentleerung liegt im Lendenmark. Es kann sowohl willkürlich (vom Grosshirn aus), als auch reflectorisch (vom Mastdarm aus) in Thätigkeit versetzt werden. Die von ihm zu der Mastdarmmusculatur ausgehenden Nerven verlaufen durch den Plexus hypogastricus und den Sympathicus (Ganglion mesentericum posticus), sowie durch die Nervi erigentes. Erstere Nerven sollen motorische Nerven für die Ringmuskeln und Hemmungsnerven für die Längsmuskeln enthalten, letzteren werden motorische Fasern für die Längsmuskeln und Hemmungsfasern für die Ringmuskeln zugeschrieben.

Die Kothentleerung erfolgt beim Menschen täglich mindestens einmal.

Kapitel X. Resorption und Assimilation der Nahrungsstoffe.

§ 1. Allgemeines über die Resorption und Assimilation.

Resorption nennt man den Vorgang, bei dem die gelösten Nahrungsstoffe und die emulgirten Fette von der Magen- und Darmschleimhaut aufgenommen werden und von da direct oder durch die Lymphbahnen ins Blut gelangen, um von letzterem den Geweben und Organen des Körpers zugeführt zu werden.

Unter **Assimilation** versteht man die Vorgänge, welche die in's Blut resorbirten Nahrungsstoffe durchzumachen haben, bis sie als Bestandtheile der Zellen und Gewebe ihre functionelle Verwendung finden.

Die Thatsache, dass die unlöslichen oder nicht diffusiblen Nahrungsstoffe durch die Verdauung löslich und diffusibel werden, macht es wahrscheinlich, dass bei der Resorption die Osmose der gelösten Substanzen eine wichtige Rolle spielt. Indess giebt es doch einige Beobachtungen über Resorption, die sich aus den uns bekannten Gesetzen der Osmose allein nicht erklären lassen. Die Resorption erfolgt manchmal entgegen den Gesetzen der Osmose. Einerseits wird z. B. aus einer Kochsalzlösung, deren osmotischer Druck grösser als der des Blutes ist, im Darm Wasser resorbirt, obwohl hier nach den Gesetzen der Osmose umgekehrt Wasser aus dem Blute oder der Lymphe in den Darm diffundiren müsste. Anderseits werden nicht diffusible Stoffe aus dem Darm in's Blut aufgenommen, wie genuines Eiweiss und emulgirtes Fett.

Die Triebkraft, die die Resorption entgegen den Gesetzen der Osmose bewirkt, muss auf der activen Betheiligung der Epithelzellen an dem Resorptionsvorgang beruhen. Hierfür spricht die Thatsache, dass die Resorption sich entsprechend den Gesetzen der Osmose gestaltet, wenn man die Darmepithelzellen durch Eingabe von Fluornatrium functionell, aber nicht nachweisbar anatomisch schädigt.

Der **Ort der Resorption** ist hauptsächlich der Darm, weniger der Magen.

Im Magen wird reines Wasser gar nicht resorbirt, sondern im Gegentheil Wasser von der Magenschleimhaut an den Mageninhalt

abgegeben. Wässerige Lösungen von Salzen, Zucker und Peptonen werden resorbirt, wenn sie sehr concentrirt sind. Die Resorption im Magen wird begünstigt durch Gewürze, z. B. Kochsalz, Senföl, Pfefferminz, Pfeffer. Auch Alkohol und andere Narcotica fördern die Resorption im Magen, indem sie den Widerstand der Magenepithelien gegen die Aufnahme von Stoffen lähmen.

Im Dünndarm, der Hauptstätte der Resorption, ist die resorbirende Oberfläche sehr gross. Die Zotten der Dünndarmschleimhaut bedingen nämlich, dass die resorbirende Oberfläche etwa 23mal grösser ist, als wenn die Schleimhaut einfach glatt ohne Zotten gebaut wäre. Auf 1 qcm der Dünndarmschleimhaut kommen 2500 Zotten.

Das Epithel der Dünndarmschleimhaut ist Cylinderepithel. Die Zellen tragen an der nach dem Darmlumen gerichteten Seite einen stäbchenförmig gegliederten Saum. Jede Zotte enthält in ihrem Inneren ein centrales Chylusgefäss. Zwischen diesem und der Oberfläche der Zotte liegen die Blutgefässe, ein Capillarnetz mit zuführender Arterie und ausführender Vene. Das Chylusgefäss ist umgeben von glatten Muskelfasern, die durch ihre Contraction die Zotte verkürzen, dadurch das Chylusgefäss zusammendrücken und die Entleerung des Chylus in die Lymphbahnen fördern.

Im Dickdarm findet auch noch erhebliche Resorption statt. Unter anderem geht hier die Wasserresorption vor sich, durch die der Koth eingedickt wird. Nahrungsstoffe werden im Dickdarm sogar resorbirt, wenn sie in löslicher Form vom After her als „ernährende Klystiere“ eingeführt sind.

Die **Abzugswege der resorbirten Nahrungsstoffe** aus dem Darm sind die Pfortader einerseits, die Lymphgefässe mit dem Ductus thoracicus anderseits.

Durch die Pfortader werden das Wasser, die Salze, der Zucker und das Eiweiss, durch die Lymphgefässe die Fette abgeführt.

Das Wasser, die Salze und der Zucker gelangen nach dem Durchgang durch die Epithelschicht in die Blutcapillaren, die dicht unter der Epithelschicht liegen, und werden von da aus mit dem Blute durch die Pfortader abgeführt. Nur bei Aufnahme sehr grosser Flüssigkeitsmengen gelangt ein Theil davon auch in die Lymphbahnen. An Thieren hat man nämlich beobachtet, dass die aus dem Ductus thoracicus ausfliessende Lymphmenge nur bei Eingabe sehr grosser Flüssigkeitsmengen vermehrt ist und dass während der Resorption der Kohlehydrate eine Zunahme des Zuckergehaltes im Chylus

nur nach Einfuhr grosser Mengen concentrirter Zuckerlösung in den Darm auftritt. Das Pfortaderblut dagegen enthält immer während der Kohlehydratresorption mehr Zucker, als das arterielle Blut. Beobachtungen an einem Menschen mit einer Fistel der Cisterna chyli, aus der die ganze Chylusmenge ausfloss, haben auch ergeben, dass im Chylus höchstens Spuren des resorbirten Zuckers wiederzufinden sind.

Dass das resorbirte Eiweiss auch durch die Pfortader geht, wird bewiesen durch die Thatsachen, dass bei Thieren, bei denen der Ductus thoracicus unterbunden ist, die Eiweissernährung und der Eiweissstoffwechsel nicht gestört sind und dass in dem Chylus, der aus der Fistel der Cisterna chyli in dem erwähnten Falle ausfloss, der Eiweissgehalt während der Eiweissresorption nicht gesteigert war.

Die Fette dagegen gehen bei der Resorption grösstentheils in die Lymphbahnen über. Die Lymphbahnen und der Ductus thoracicus sehen während der Fettresorption weiss aus, wegen der milchigen Trübung des Chylus durch die resorbirten emulgirten Fette. Da übrigens im Chylus, der während der Fettverdauung aus dem Ductus thoracicus oder aus der Chylusfistel ausfloss, nicht alles aufgenommene Fett wiedergefunden wurde, so ist anzunehmen, dass ein Theil der Fette doch auch durch die Blutgefässe abgeführt werde.

§ 2. Resorption und Assimilation der Eiweissstoffe.

Die Proteosen erleiden in der Darmwand, schon ehe sie in's Blut gelangen, Veränderungen. Sie werden so umgewandelt, dass sie nachher nicht mehr als solche nachzuweisen sind. Denn das Pfortaderblut und die Lymphe enthalten keine Proteosen. Injicirt man Proteosen in das Gefässsystem, so werden sie sogar schnell durch den Harn ausgeschieden.

Die Veränderung der Proteosen geschieht durch die Darmepithelzellen. Aus den Proteosen werden durch die Vorgänge in der Darmwand Proteïne gebildet. Dieser Satz wird bewiesen durch die Thatsache, dass man einen Ansatz von genuinem Eiweiss am Körper erzielen kann, wenn man in der Nahrung ausser Proteosen keine anderen Eiweissstoffe dem Körper zuführt. Hier muss also das genuine Körpereiweiss aus den verfütterten Proteosen entstanden sein.

Digerirt man eine Proteosenlösung mit frischer Darmschleimhaut bei Körpertemperatur, so verschwinden allmählich die Proteosen, ohne

dass man jedoch weitere Spaltungsproducte derselben nachweisen könnte, was ebenfalls für eine Zurückverwandlung der Proteosen in genuines Eiweiss spricht.

Gelöstes genuines Eiweiss, Acidalbumin und Alkalialbuminate können auch als solche resorbirt werden, ohne erst peptonisirt zu sein. Man hat beobachtet, dass solches Eiweiss in fermentfreie isolirte Darmschlingen verbracht, rasch und vollständig resorbirt wurde, ohne dass man zu irgend einer Zeit Albumosen und Peptone hätte nachweisen können. Diese Eiweisskörper werden sogar, wenn man sie direct in's Blut injicirt, assimilirt und im Haushalt des Körpers verwendet; ausgenommen sind hiervon: Caseïn, Eieralbumin und Hämoglobin, die in's Blut injicirt rasch durch den Harn wieder ausgeschieden werden.

Gelöstes Eieralbumin in grossen Mengen als Nahrung eingeführt kann auch unverdaut resorbirt werden, gelangt aber dann ebenfalls wieder durch den Harn zur Ausscheidung. Caseïn und Hämoglobin werden im Magen gefällt und sind daher nicht resorbirbar, ohne durch die Verdauung aufgelöst und in der Darmwand zu neuem Eiweiss aufgebaut zu werden. Hierin liegt vielleicht die Bedeutung der Caseïngerinnung durch das Lab; denn würde das Caseïn nicht gefällt, so könnte es als solches resorbirt und durch den Harn wieder ausgeschieden werden.

Aus alledem geht hervor, dass manche gelöste Eiweissstoffe unverdaut und unverändert resorbirt, assimilirt und im Körper verwendet werden können, andere dagegen erst, wenn sie vorher verdaut sind. Zweck der Verdauung wäre demnach, erstens die ungelösten Eiweissstoffe in lösliche überzuführen, zweitens das schon gelöste, aber nicht direct assimilirbare Eiweiss in assimilirbares zu verwandeln.

Zweifellos wird aber auch gelöstes, direct assimilirbares Eiweiss verdaut. Unmöglich ist es aber, anzugeben, in welchem Umfange dies geschieht. Die Verdauung der direct assimilirbaren Eiweissstoffe hat aber doch wesentliche Bedeutung, weil diese Eiweissstoffe dadurch einer schnelleren Resorption zugängig gemacht werden.

In's Blut gelangt das resorbirte Eiweiss wahrscheinlich vorwiegend als Albumin, denn der Serumalbumingehalt des Blutes nimmt nach Eiweissaufnahme zu.

Ueber die weiteren Schicksale des Eiweiss bei der Assimilation wissen wir nichts.

§ 3. Resorption und Assimilation der Fette.

Aus den Fettsäuren, resp. Seifen, und dem Glycerin, die durch die Spaltung der Fette bei der Verdauung entstehen, werden in der Darmschleimhaut wieder Neutralfette gebildet. Auch nach Fütterung von freien Fettsäuren oder Seifen findet man nämlich im Chylus, in dem die resorbirten Fette aus dem Darm abfliessen, Neutralfett; in diesem Falle muss das zur Bildung der Neutralfette nöthige Glycerin irgendwo in der Darmwand selbst gebildet werden. Aus einer Mischung von Seifen und Glycerin wird auch Neutralfett gebildet, wenn man sie nur mit Darmschleimhautstücken digerirt. Die Bildung der Neutralfette erfolgt in den Epithelzellen. Während der Fettverdauung findet man die Darmepithelzellen erfüllt mit Fetttröpfchen von verschiedener Grösse.

Das in den Epithelzellen gefundene Fett braucht aber nicht nothwendiger Weise aus Fettsäuren und Glycerin dort erst regenerirtes Fett zu sein, denn auch Neutralfette können, sofern sie emulgirt sind, direct von den Epithelzellen aufgenommen werden.

Es besteht sogar die Anschauung, dass der grösste Theil des Fettes in emulgirter Form zur Resorption gelange und dass die nur in geringerem Umfange stattfindende Spaltung der Neutralfette lediglich bezwecke, die zur Emulgirung nöthigen Fettsäuren oder Seifen zu liefern. Die Richtigkeit dieser Ansicht ist aber desshalb zu bezweifeln, weil eine weitere Bedingung für das Zustandekommen der Fettemulsion, nämlich alkalische Reaction des Darminhalts, oft gar nicht vorhanden ist. Im grösseren oberen Theil des Dünndarms reagirt der Darminhalt durch freie Fettsäuren sauer; trotzdem wird hier Fett resorbirt, was aus dem milchigen Inhalt der Chylusgefässe ersichtlich ist.

Es lässt sich demnach schwer entscheiden, in welchem Umfange die beiden Processe: Spaltung und Emulgirung des Fettes für die Fettresorption thatsächlich in Betracht kommen.

Die Aufnahme der emulgirten Fette soll durch active Bewegung des Stäbchensaums der Epithelzellen erfolgen. Aus den Darmepithelzellen gelangt dann das Fett in emulgirter Form in den Chylus, und mit diesem durch den Ductus thoracicus in's Blut.

Von grosser Wichtigkeit für die Fettresorption ist die Galle. Denn bei Menschen und Thieren mit Gallenfisteln, aus denen die Galle nach Aussen abfliesst, hat man eine sehr schlechte Ausnützung der Fette beobachtet. Die günstige Wirkung der Galle soll darauf

beruhen, dass erstens freie Fettsäuren und die unlöslichen Kalk- und Magnesiaseifen gelöst werden und dass zweitens der Stäbchensaum der Epithelzellen durch Benetzung mit Galle für die emulgirten Fette durchlässiger wird. Diese beiden Wirkungen werden den gallensauren Salzen zugeschrieben. Drittens begünstigt die Galle durch ihren Gehalt an Soda die Emulgirung der Fette.

Bei Ausschaltung der Steapsinwirkung durch Pankreasexstirpation ist die Ausnützung der gewöhnlichen Nahrungsfette beträchtlich herabgesetzt, nicht aber die Ausnützung des Milchfettes, das schon in fein emulgirter Form in den Darm gelangt.

Die in's Blut gelangenden Fette werden, soweit sie nicht gleich der Verbrennung anheimfallen, in den Zellen des Fettgewebes als Körperfett abgelagert.

Unmittelbar nach fettreichen Mahlzeiten findet man auch beträchtliche Mengen von Fett in den Leberzellen auftreten (physiologische Fettinfiltration), das aber nach kurzer Zeit daraus wieder verschwindet.

§ 4. Resorption und Assimilation der Kohlehydrate.

Die Kohlehydrate gelangen als Monosaccharosen, ohne Veränderung in der Darmwand zu erleiden, in's Pfortaderblut und mit diesem in die Leber.

Rohrzucker und Milchzucker werden in der Regel nicht als solche, sondern in ihre einfachen Zucker gespalten resorbirt. Nur wenn sie in sehr hohen Concentrationen eingenommen werden, gelangen sie auch ungespalten in's Blut, werden aber dann durch den Harn ausgeschieden.

In der Leber werden die Monosaccharosen, sofern sie hierzu fähig sind, in Glycogen (siehe S. 20) umgewandelt und abgelagert. Zweck der Glycogenbildung ist, das Blut vor Ueberladung mit Zucker zu schützen; übersteigt nämlich der Zuckergehalt des Blutes eine gewisse Grenze (0,2 %), so wird der überschüssige Zucker durch den Harn ausgeschieden.

Glycogen entsteht aus Traubenzucker und aus Lävulose, nicht aber aus Galaktose. Das aus Lävulose gebildete Glycogen ist dem aus Dextrose gebildeten identisch. Bei der Bildung des Glycogens aus Lävulose muss erst die Lävulose in Dextrose umgewandelt werden, weil bei der Spaltung des Glycogens nur Dextrose entsteht.

Die weiteren Schicksale der Galaktose sind unbekannt.

Die Menge des in der Leber vorhandenen Glycogens ist sehr veränderlich, weil sie abhängig ist vom Ernährungszustand. Nach längerem Hunger ist die Leber glycogenfrei. Nach reichlicher

Fütterung mit Kohlehydraten findet man bei Kaninchen einen Glycogengehalt der Leber bis zu 17 %. Bei einem kurz nach der Mahlzeit hingerichteten Verbrecher wurden 6 % Glycogen in der Leber gefunden.

Die glycogenfreie Leber ist klein und sieht dunkelbraun aus; die glycogenreiche Leber ist gross, ockerfarben. Die glycogenreiche Leber kann das dreifache Gewicht der glycogenarmen haben, was nicht nur durch einen grösseren Glycogengehalt, sondern auch durch einen grösseren Gehalt an Trockensubstanz überhaupt und vor allem an Wasser bedingt ist. Das Glycogen ist in den Leberzellen in Schollen abgelagert. Es kann aus der Leber dargestellt werden, wenn man die Leber in kleine Stücke zerschneidet und in kochendes Wasser, das schwach mit Essigsäure angesäuert ist, einträgt. Es wird dann das Eiweiss coagulirt, das Glycogen löst sich zu einer opalescirenden Lösung, aus der es durch Alkohol gefällt werden kann.

Das Glycogen wird im Bedarfsfalle in der Leber wieder in Traubenzucker zurückverwandelt, der an das Lebervenenblut abgegeben mit dem Blute in die Gewebe gelangt, in denen er verbrannt wird. Der Glycogengehalt der Leber nimmt unter Anderem im Hunger, bei Körperarbeit und bei starker Wärmeabgabe des Körpers ab. Sowohl die Glycogenbildung wie die Rückverwandlung des Glycogens in Zucker wird durch die Leberzellen bewirkt.

Geradeso wie in der Leber werden auch in den Muskeln Kohlehydrate in Form von Glycogen aufgestapelt, um im Bedarfsfalle, z. B. bei Arbeitsleistung, verbraucht zu werden. Das Muskelglycogen soll mit dem Leberglycogen nicht ganz identisch sein. Jedenfalls stammt das Glycogen der Muskeln nicht als solches aus der Leber.

Ein sehr grosser Ueberschuss an Kohlehydraten in der Nahrung wird im Körper durch Reduction und Synthese in Fett verwandelt und so abgelagert.

In pathologischen Fällen, bei der Zuckerharnruhr (dem **Diabetes mellitus**), ist die Glycogenbildung in der Leber gestört, es kommt desshalb zu solcher Anhäufung des Zuckers im Blute, dass er durch die Nieren ausgeschieden wird. Man unterscheidet zwei Formen von Diabetes, eine leichte, bei der nur nach Kohlehydrataufnahme Zucker im Harn auftritt, und eine schwere, bei der auch bei kohlehydratfreier Nahrung Zucker ausgeschieden wird. Bei der schweren Form des Diabetes entsteht Zucker aus dem Eiweiss der Nahrung.

Ueber die unmittelbare Ursache des Diabetes ist nichts Sicheres bekannt. Künstlich lässt sich Diabetes erzeugen

1. durch den sogenannten Zuckerstich (Piqûre), d. i. Verletzung

einer Stelle im verlängerten Mark am hinteren Ende der Rautengrube. Dies deutet darauf hin, dass die Glycogenbildung in der Leber vom Centralnervensystem abhängig ist,

2. durch Exstirpation des Pankreas (siehe Kapitel XI),

3. durch verschiedene Gifte: Phloridzin, Curare, Phosphor, Sublimat.

Die bei der Pankreasverdauung aus dem Hemipepton entstehenden Amidosäuren (Leucin, Tyrosin etc.) werden auch resorbirt, aber im Körper nicht verwerthet, sondern in der Leber in Harnstoff umgewandelt.

Die Producte der Darmfäulniss: Phenole, aromatische Oxysäuren, Indol und Skatol werden auch zum Theil resorbirt, aber gleich wieder durch den Harn ausgeschieden (siehe S. 45, 89 und 118).

Ausser den Verdauungsproducten der Nahrungsstoffe werden auch Bestandtheile der Verdauungssecrete im Darmcanal resorbirt, z. B. die gallensauren Salze, die, in die Leber gelangend, die Gallensecretion anregen, ferner Verdauungsfermente: Pepsin und Ptyalin werden, wenn resorbirt, im Harn wieder ausgeschieden, Trypsin und Steapsin dagegen im Blute zerstört.

Nach einer anderen Anschauung sollen die im Harn ausgeschiedenen Fermente nicht aus dem Darm stammen, sondern zur Zeit der Verdauungsruhe von den Drüsen in Form der Zymogene direct an das Blut abgegeben werden.

Auch andere Schleimhäute, ausser der Magendarmschleimhaut, vermögen gelöste Substanzen zu resorbiren, diese Resorption hat aber keine physiologische Bedeutung. In geringem Maasse kann auch die Haut manche Stoffe resorbiren.

Subcutane Injection der Nahrungsstoffe:

Viele Nahrungsstoffe können im Haushalt des Körpers auch dann verwerthet werden, wenn man sie in geeigneter Form mit Umgehung des Verdauungscanals direct in die Gewebssäfte bringt. Das ist z. B. der Fall bei subcutaner Injection von genuinem Serumeiweiss, von Fett und von Traubenzucker.

Kapitel XI. Die Veränderungen des Blutes in den Organen und die Beziehungen der einzelnen Organe zum Gesammtorganismus.

Aus dem in den vorangehenden Kapiteln Gesagten geht hervor, dass das Blut, das in ein Organ einströmt, sich von dem ausströmenden nicht nur im Gasgehalt, sondern noch in anderer Hinsicht unterscheiden muss. In den Organen, in denen die physiologischen Verbrennungen stattfinden, z. B. in den Muskeln, giebt das Blut Brenn-

material ab und nimmt ausser der Kohlensäure noch andere, vor allem stickstoffhaltige Verbrennungsproducte auf. In den Drüsen verliert es die Substanzen, aus denen die Secrete gebildet werden; in der Darmwand nimmt es die resorbirten Nahrungsstoffe auf; in der Leber und dem Fettgewebe giebt das Blut entweder die aufzuspeichernden Kohlehydrate und Fette ab oder nimmt sie im Bedarfsfalle wieder auf. Ausserdem hat das Blut als Gewebe (siehe S. 46) seinen eigenen Stoffwechsel, durch den es chemisch verändert wird. Diese zu erwartenden Veränderungen des Blutes sind in manchen Fällen auch nachgewiesen worden. Der Zuckergehalt des Pfortaderblutes ist z. B. während der Kohlehydratresorption grösser als der des arteriellen und Lebervenenblutes. Dagegen ist der Zuckergehalt des Lebervenenblutes grösser als der des arteriellen resp. Pfortaderblutes, wenn Zucker aus der Leber an's Blut abgegeben wird. In den weitaus meisten Fällen sind aber jene Unterschiede nicht nachweisbar, weil die Menge der abgegebenen und aufgenommenen Stoffe im Vergleiche zu der Menge des durch das Organ strömenden Blutes so gering ist, dass sie innerhalb der Fehlergrenzen unserer Bestimmungsmethoden liegt.

Ausser den erwähnten Veränderungen des Blutes, die uns aus den bekannten physiologischen Eigenschaften der Organe verständlich sind, giebt es noch andere, über deren Natur und Bedeutung in den meisten Fällen sich gar nichts Bestimmtes aussagen lässt. Organe, in denen das Blut die letzteren Veränderungen erleidet, sind zum Theil dieselben, in denen es auch Veränderungen der ersten Art erfährt. Hierher gehören Leber, Milz, Schilddrüse, Nebennieren, Thymus, Hypophyse, Pankreas, Hoden und Eierstöcke. Diese Organe scheinen entweder in der Art zu wirken, dass sie Substanzen des Blutes, die dem Körper schädlich sind, in unschädliche verwandeln oder dass sie Substanzen bilden und an's Blut abgeben, die theils den Stoffwechsel beeinflussen, theils auf das Nervensystem oder die Musculatur wirken.

I. Die Leber.

Die meisten chemischen Veränderungen erfährt das Blut in der Leber, der mächtigsten Drüse unseres Körpers. Sie wiegt im Mittel etwa 1,5 kg. In ihrer chemischen Zusammensetzung besteht sie hauptsächlich aus Eiweissstoffen (20%), daneben enthält sie Fette, Extractivstoffe und wechselnde Mengen von Kohlehydraten in Form von Glycogen oder Traubenzucker. Die Asche beträgt etwa 1% und ist besonders characterisirt durch ihren hohen Gehalt

an Eisen. Die Eiweisskörper der Leber sind theils lösliche Globuline, zum grössten Theil aber unlösliche Nucleoproteïde. Unter diesen Nucleoproteïden giebt es zwei eisenhaltige, von denen das eine das Eisen sehr fest gebunden enthält und Hepatin heisst, während das andere sein Eisen schon durch Behandeln mit Salzsäure abgiebt, somit mehr den Character eines Eisenalbuminat hat und Ferratin genannt wird. Daneben findet sich in der Leber noch Eisen in anorganischer Form vor.

Die Functionen der Leber sind:

1. Die Gallensecretion (siehe S. 85).

Mit der Gallensecretion in Verbindung zu stehen scheint das Zugrundegehen rother Blutkörperchen in der Leber. Dabei entstehen aus dem Hämoglobin die Gallenfarbstoffe, während das Eisen in Form der oben erwähnten Verbindungen in der Leber abgelagert wird und von da hauptsächlich durch die Darmwand, in geringen Mengen auch durch Galle und Harn zur Ausscheidung gelangt.

2. Glycogenbildung (siehe S. 128).

3. Die Leber — gleich einem Filter in das Capillarnetz der Pfortader eingefügt — revidirt die aus dem Darm kommenden Stoffe. Dabei führt sie erstens die für den Organismus schädlichen Substanzen der Eiweissfäulniss, die Phenole, Skatol, Indol in die ungiftigen Aetherschwefelsäuren über, die dann als Alkalisalze durch den Harn zur Ausscheidung gelangen. Zweitens hält sie in den Darm zufällig eingeführte pflanzliche und thierische Gifte (Alkaloïde) zurück, zerstört diese und bringt sie durch die Galle zur Ausscheidung, und drittens lagert sie auch metallische Gifte (Arsen, Antimon, Blei) in sich ab, schützt so den Organismus vor deren schädlichen Wirkungen und bringt sie schliesslich ebenfalls zur Ausscheidung.

4. Die Leber führt beim Stoffwechsel im Organismus selbst entstandene schädliche Stoffe in unschädliche über. Hierher gehört vor allem die Umwandlung der bei der Eiweisszersetzung entstandenen Ammoniaksalze in Harnstoff beim Säugethier (siehe S. 39), in Harnsäure bei Vögeln und Reptilien (siehe S. 41).

Nach Ausschaltung der Leber aus dem Kreislauf durch directe Verbindung der Pfortader mit der unteren Hohlvene werden im Harn weniger Harnstoff und mehr Ammoniaksalze ausgeschieden und ausserdem treten im Organismus Vergiftungssymptome auf, wie sie für Ammoniakverbindungen characteristisch sind. Bei Vögeln treten nach Leberexstirpation Ammoniak und Milchsäure statt der Harnsäure im Harn auf.

Bei Kaninchen kann man mehrere Leberlappen entfernen, ohne dass irgend welche Störungen beobachtet worden wären. Die exstirpirten Lappen wachsen dann bald wieder nach.

II. Die Milz.

Die Milz besteht aus einem Gerüst, das von den Milztrabekeln gebildet wird und das die Milzpulpa, ein reticuläres Gewebe mit vielen zelligen Elementen, trägt. An vielen Stellen findet man die Zellen zu Knötchen, den Milzfollikeln, angehäuft. Die Zellen der Pulpa sind theils Leucocyten, theils grössere mehrkernige Zellen, theils farbige Blutkörperchen, theils solche Zellen, die rothe Blutkörperchen in sich aufgenommen haben. Das Blut soll nach den Angaben der meisten Autoren aus den Capillaren in die Maschen der Pulpa einfliessen, von da durch die Milzvenen heraus.

In der Milzkapsel befinden sich glatte Muskelfasern, von deren Contractionszustand die Grösse der Milz abhängt.

Die functionelle Bedeutung der Milz ist noch nicht in allen Puncten aufgeklärt. In der Milz werden Leucocyten gebildet und an das Blut abgegeben, denn das Milzvenenblut enthält mehr Leucocyten als das arterielle. Dieser Function entspricht auch der anatomische Bau der Milz, der mit dem einer Lymphdrüse viele Analogien zeigt. In der Milz werden wie in den Lymphdrüsen aber nicht nur weisse Blutkörperchen gebildet, sondern auch zerstört. Hierfür spricht die Thatsache, dass man in der Milz ansehnliche Mengen von Stoffen findet, die aus den Zellkernen zu Grunde gegangener weisser Blutkörperchen entstehen. Es sind das die Xanthinbasen, Zersetzungsproducte der Kernnucleïne, die als Vorstufen der Harnsäure gelten. Wird Milzpulpa mit Blut digerirt, so bildet sich Harnsäure. Da man die Harnsäure beim Säugethier aus Kernnucleïn entstanden denkt, so wäre demnach die Milz ein besonderer Ort für Harnsäurebildung.

Die Thatsache, dass man in der Pulpa Zellen findet, die rothe Blutkörperchen in verschiedenen Stadien des Zerfalls enthalten, spricht dafür, dass in der Milz auch rothe Blutkörperchen zerstört werden. In der embryonalen Milz sollen auch rothe Blutkörperchen neugebildet werden.

Die anatomischen Beziehungen zwischen Milz und Leber (die Milzvene ist ein Ast der Pfortader) weisen auf physiologische Beziehungen der beiden Organe hin. Vielleicht wird das in der Milz beim Zugrundegehen der rothen Blutkörperchen frei gewordene Hämoglobin in der Leber zerstört.

Die Milz kann exstirpirt werden, ohne dass der Körper zu

Grunde geht; ihre Functionen können also von anderen Organen (Lymphdrüsen, rothem Knochenmark, Leber) ganz übernommen werden.

Die Milz ist in vielen Fällen von Infectionskrankheiten stark vergrössert. Es kommt ihr dabei offenbar die Aufgabe zu, durch ihre in gesteigertem Maasse producirten Zellen die Krankheitserreger unschädlich zu machen.

III. Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse enthält in einer bindegewebigen Grundlage zahlreiche völlig geschlossene Bläschen, Follikel, deren Wand von einer einschichtigen Lage cubischer Zellen gebildet wird und die im Inneren mit einer zähen Flüssigkeit erfüllt sind. Die Schilddrüse ist als echte Drüse anzusehen: die cubischen Zellen sind die secernirenden Drüsenzellen, der colloidartige Inhalt der Follikel ist das Secret. Der Inhalt der Follikel entleert sich in die Lymphräume, die sich zwischen den Follikeln befinden, und kann so in den Kreislauf gelangen.

Nach Exstirpation der Schilddrüse wegen Kropf hat man eine Reihe schwerer Störungen beobachtet, die meist früher oder später zum Tode führten (Kachexia strumipriva). Es treten Erkrankungen des Nervensystems (Herabsetzung der psychischen Functionen, Verblödung, motorische und sensible Lähmungen oder Krämpfe), Entartungen der Leber und Nieren, Störungen im Stoffwechsel und der Wärmeregulation auf. Diese Erscheinungen zeigen sich auch bei krankhaften Veränderungen der Schilddrüse, wobei besonders ödematöse Schwellung der Haut und geistige Verblödung in den Vordergrund treten (Myxödem). Bei Hunden führt die Schilddrüsenexstirpation schon nach wenigen Tagen zum Tode unter den Erscheinungen heftiger Muskelkrämpfe und tief greifender Ernährungsstörungen. Beim Kaninchen sind die Folgen der Exstirpation meist keine tödtlichen. Sie bestehen im Wesentlichen in Stoffwechselveränderungen, myxödematöser Schwellung der Haut, Schuppenbildung und Haarausfall.

Die schädliche Wirkung der Exstirpation bleibt aus, wenn man einen auch nur kleinen Theil der Drüse zurücklässt oder wenn man die Schilddrüse in die Peritonealhöhle verpflanzt, oder wenn dem Operirten frische oder getrocknete Schilddrüse per os verabreicht wird. Ebenso werden die Folgen der krankhaften Veränderungen der Schilddrüse (das Myxödem) durch innerliche Verabreichung von Schilddrüse beseitigt. Auch die krankhafte Vergrösserung der Schild-

drüse (Kropf, Struma) ist man im Stande durch per os eingeführte Schilddrüse zu heilen.

Eine der auffälligsten Erscheinungen bei therapeutischer Verwendung von Schilddrüsenpräparaten ist die rapide Abnahme des Körpergewichtes, verbunden mit Schwund des Körperfettes. Wie Stoffwechselversuche an Menschen und Thieren ergeben haben, beruht dieser Gewichtsverlust einerseits auf einer Entwässerung der Organe durch vermehrte Wasserausscheidung durch den Harn und andererseits auf einer beträchtlichen Steigerung der Verbrennungsprocesse im Körper. Durch reichliche Fütterung mit Schilddrüse kann man beim Kaninchen die Verbrennungsprocesse unter sonst gleichen Bedingungen auf das Doppelte steigern. Der Eiweissverbrauch wird dabei kaum beeinflusst, solange genügend stickstofffreies Brennmaterial, besonders Fett, zur Verfügung steht.

Die Schilddrüsen sind demnach für das Leben unentbehrliche Organe. Ihre Bedeutung liegt darin, dass sie einen, vielleicht mehrere Stoffe produciren, die zum normalen Verlauf der Lebensprocesse absolut unentbehrlich sind. Ein Zuviel von diesen Stoffen hat aber ebenfalls schwere Störungen im Nervensystem und den Stoffwechselvorgängen zur Folge und kann sogar auch zum Tode führen. Ueber die Natur dieser Stoffe ist noch nichts Sicheres bekannt. Man hat zwar in der Schilddrüse unter Anderem eine jodhaltige Substanz — Thyreojodin — entdeckt, von der man glaubte, dass sie das wirksame Princip der Drüse sei, weil Jod gewisse therapeutische Wirkungen auf hypertrophische Schilddrüsen hat. Da aber diese Substanz nicht in allen Schilddrüsen gefunden wird und sie bei ihrer Einführung in den Körper auch nicht die volle Wirkung der ganzen Schilddrüse zeigt, so dürfte sie wohl kaum die wirksame Substanz sein.

IV. Die Nebennieren.

Die Nebennieren bestehen aus einem von einer bindegewebigen Kapsel umgebenen zelligen Parenchym. In dem Parenchym lässt sich eine äussere hellere Schicht, die Rindensubstanz, und eine von dieser eingeschlossene innere dunkelrothe Schicht, die Marksubstanz, unterscheiden. Sowohl in der Rinde wie in der Marksubstanz findet man zahlreiche Nervenelemente (marklose Nervenfasern, sympathische Ganglienzellen). Wegen des Reichthums an nervösen Elementen hat man die Nebennieren als ein nervöses Organ gedeutet, von dem aus Hemmung der Darmperistaltik erfolgen soll.

Da die Exstirpation der Nebennieren beim Thier unter dem

Bilde allgemeiner Lähmung den Tod zur Folge hat, so muss den Nebennieren die Bedeutung eines lebenswichtigen Organes zugesprochen werden. Die Injection eines wässerigen Nebennierenextractes soll die Folgen der Exstirpation aufheben. Das wässerige Nebennierenextract enthält zwei ihrer chemischen Natur nach noch nicht aufgeklärte Substanzen, von denen die eine eine beträchtliche Steigerung des Blutdruckes veranlasst, während die andere, schwächer wirkend, den Blutdruck herabzusetzen im Stande ist. Die Blutdrucksteigerung durch die erste Substanz beruht auf einer allgemeinen Contraction der kleinen Arterien (Gefässkrampf). Der Angriffspunct der blutdrucksteigernden Nebennierensubstanz liegt in der Gefässwand selbst. Auf das Centralnervensystem wirkt sie lähmend. Aber nicht nur auf die Gefäss-, sondern auch auf die Skeletmusculatur soll die blutdrucksteigernde Substanz anregend wirken, so dass die Bedeutung dieser Substanz darin liegt, den Gefäss- und Skeletmuskeltonus zu heben.

Ueber die Wirkungsweise der blutdruckherabsetzenden Substanz, sowie über ihre Bedeutung lässt sich noch nichts Sicheres aussagen.

Nach pathologischen Veränderungen der Nebenniere ist eine krankhafte Pigmentirung der Haut beobachtet worden (was übrigens auch nach Exstirpation der Nebenniere der Fall sein soll), die man Broncekrankheit — Morbus Addisonii — nennt.

Die wirksamen Substanzen des Nebennierenextractes werden beim Durchgange durch die Leber unwirksam gemacht.

V. Die Thymusdrüse.

Die Thymusdrüse ist ein Organ, das aus adenoidem Gewebe besteht und das beim Embryo und beim Kinde mächtig entwickelt ist, aber vom 10. Lebensjahre ab fettig entartet und ganz verschwindet. Sie scheint dieselben Functionen zu haben, wie die Lymphdrüsen. Ausserdem soll ihr eine ähnliche Bedeutung wie der Schilddrüse zukommen, denn bei Fütterung mit Thymus will man dieselben Erscheinungen beobachtet haben, wie bei Fütterung mit Schilddrüse.

Milz, Schilddrüse, Nebenniere und Thymusdrüse werden auch, da sie die Producte ihrer Thätigkeit nur an das Blut abgeben, *Blutgefässdrüsen* genannt.

VI. Das Pankreas.

Dem Pankreas kommt ausser der Secretion des Pankreassaftes noch eine wichtige Beziehung zum Kohlehydrat-Stoffwechsel zu. Denn nach Exstirpation des Pankreas werden die Kohlehydrate im Organismus nicht mehr normaler Weise verbrannt und desshalb

grösstentheils durch den Harn ausgeschieden. (Diabetes nach Pankreasexstirpation.) Wenn man kleine Reste der Drüse zurücklässt, tritt der Diabetes nicht auf. Dagegen hemmen Injectionen von Pankreassaft oder Verfütterung von Pankreas den Diabetes nicht, sondern steigern ihn im Gegentheil. Die Wirkung der Pankreasexstirpation beruht einerseits darauf, dass die Leber die Function, Glycogen zu bilden, danach verliert, und anderseits aber auch den Geweben die Fähigkeit, Zucker zu oxydiren, verloren geht.

VII. Die Hoden.

Den Hoden kommen neben ihrer Bedeutung als Fortpflanzungsorgane, die im dritten Abschnitt ausführlich besprochen werden wird, ebenfalls noch wichtige Beziehungen zu dem Gesammtkörper zu, die vielleicht darin bestehen, dass diese Drüsen an das Blut Stoffe abgeben, die einen normalen Ablauf der Lebensprocesse bedingen. So führt die Exstirpation der Hoden (Castration) bei Knaben zu einer Reihe von Entwicklungsstörungen: der Wechsel der Stimme zur Zeit der Geschlechtsreife tritt nicht ein, die Musculatur bleibt schlaff und die Entwicklung der männlichen Kraft und des männlichen Characters bleibt aus. Auch beim erwachsenen Mann hat die Castration Störungen des Nervensystems und des Geisteslebens zur Folge.

Letzteres tritt auch bei vorzeitiger Hodenatrophie ein. Dagegen soll nach subcutaner Injection von Hodenextract die männliche Kraft und damit auch das körperliche und geistige Wohlbefinden gehoben werden. Ueber die Natur der wirksamen Substanz ist jedoch noch nichts bekannt.

Functionen von ähnlicher Art, wie die der beschriebenen Organe, werden auch den Ovarien, der Prostata, der Hypophyse und den Nieren zugeschrieben; doch sind die Angaben darüber noch unsicher.

Kapitel XII. Der Gesammtstoffwechsel.

Während bisher nur die einzelnen Bestandtheile der Einnahmen und Ausgaben unseres Körpers beschrieben und ihre Bedeutung erörtert wurde, soll nun im Folgenden eine Bilanz, d. h. eine vergleichende Zusammenstellung der Mengen sämmtlicher Einnahmen und Ausgaben gegeben werden. Diese Bilanz giebt uns nicht nur Aufschluss über die Grösse des Stoffumsatzes, sondern sie gestattet

auch Schlüsse auf das Verhalten und die Verwerthung der einzelnen Nahrungsstoffe im Haushalte des Körpers. Zugleich lassen sich dadurch die Bedingungen feststellen, unter welchen der Mensch am zweckmässigsten, d. h. mit einem möglichst geringen Aufwand und mit den geeignetsten Mitteln ernährt und auf einen bestimmten gewünschten Ernährungszustand gebracht werden kann. Auf die Ergebnisse der Stoffwechselbilanz baut sich die practische Ernährungslehre auf.

§ 1. Methodik der Stoffwechseluntersuchungen.

Zur Aufstellung der Stoffwechselbilanz ist es nöthig, die Mengen sämmtlicher Einnahmen und sämmtlicher Ausgaben zu kennen.

Die Einnahmen sind kurz recapitulirt: die Bestandtheile der aufgenommenen Nahrung und der eingeathmete Sauerstoff.

Die Ausgaben sind enthalten im Harn, Koth, Schweiss, Ausathmungsluft; kleinere Mengen im Hauttalg, in den abgestossenen verhornten Epithelien, Haaren und Nägeln, zeitweise im Menstruationsblut, Milch und Samen. Von diesen Ausgaben werden in der Regel nur die in Harn, Koth, Athmungsluft enthaltenen bei der Stoffwechselbilanz verwerthet, weil die anderen wegen der Kleinheit ihres Betrages nicht berücksichtigt zu werden brauchen oder durch die Versuchsbedingungen ausgeschlossen werden können.

Das Ideal eines Stoffwechselversuches würde nun sein, jeden Bestandtheil der Einnahmen und Ausgaben einzeln quantitativ zu bestimmen und das Resultat zur Feststellung der Stoffwechselbilanz zu verwerthen. Dies stösst jedoch auf unüberwindliche methodische Schwierigkeiten. Es genügt aber auch, nur einzelne Bestandtheile der Einnahmen und Ausgaben oder gar nur einige Elemente derselben, speciell Kohlenstoff, Stickstoff und den eingeathmeten Sauerstoff, manchmal noch Schwefel und Phosphor ihrer Menge nach zu kennen, um ein richtiges Bild von der Grösse und der Art des Stoffumsatzes zu erhalten.

Der **Stickstoff**, sowohl der Einnahmen als auch der Ausgaben, wird direct bestimmt nach dem Princip der Kjeldahl'schen Methode, bei der der Stickstoff der zu analysirenden Substanz durch Kochen mit concentrirter Schwefelsäure und Quecksilber in Ammoniak übergeführt und als solches bestimmt wird.

Der **Kohlenstoff** der Einnahmen wird entweder aus den schon bekannten Analysen der Nahrungsmittel berechnet oder durch die Elementaranalyse in einer Probe des Nahrungsgemisches bestimmt.

Der Kohlenstoff der Ausgaben in Harn und Koth wird ebenfalls durch die Elementaranalyse ermittelt.

Dagegen wird der Kohlenstoff, der als Kohlensäure in der Exspirationsluft zur Ausscheidung kommt, aus der Menge der ausgeathmeten Kohlensäure berechnet.

Der eingeathmete **Sauerstoff** wird entweder direct bestimmt, indem man die Sauerstoffabnahme der Respirationsluft ermittelt, oder er wird aus anderen Daten der Stoffwechselbilanz berechnet.

Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung durch die Athmung bezeichnet man als „respiratorischen Stoffwechsel".

Zur Ermittlung des respiratorischen Stoffwechsels bedient man sich 1. des Pettenkofer-Voit'schen, 2. des Regnault-Reiset-schen, 3. des Geppert-Zuntz'schen Apparates.

Der erste Apparat ist auf folgendem Princip aufgebaut:

Die gasförmigen Ausgaben des Körpers an Kohlensäure und Wasserdampf werden direct bestimmt; die Aufnahme des Sauerstoffs aber indirect, indem man von der Summe der Ausgaben die Abnahme des Körpergewichtes während der Versuchsdauer subtrahirt. Der hierbei gefundene Rest muss der Menge des aufgenommenen Sauerstoffs entsprechen, denn was der Körper an Gewicht weniger abnimmt als er dem Gewichte nach ausgiebt, muss er in sich aufgenommen haben, und da durch die Respiration nur Sauerstoff in den Körper aufgenommen wird, so ist die Gewichtsdifferenz zwischen den respiratorischen Ausgaben und dem Verlust an Körpergewicht gleich dem Gewicht des aufgenommenen Sauerstoffs.

Um die respiratorischen Ausgaben zu bestimmen, athmet die gewogene Versuchsperson oder das Versuchsthier in einer luftdicht gebauten Kammer, durch die eine durch eine Gasuhr gemessene Menge Luft von bekanntem Kohlensäure- und Wasserdampfgehalt geleitet wird. In der aus der Kammer ausströmenden Luft wird dann die Zunahme an Kohlensäure und Wasserdampf bestimmt, indem man einen genau abgemessenen Theil der Luft durch gewogene mit Schwefelsäure für das Wasser, mit Kalilauge oder Natronkalk für die Kohlensäure beschickte Absorptionsgefässe gehen lässt, in denen der Wasserdampf und die Kohlensäure zurückgehalten werden. Die Gewichtszunahme der Absorptionsgefässe entspricht dann der Menge des zurückgehaltenen Wasserdampfes oder Kohlensäure. Aus den erhaltenen Werthen kann dann die Menge der vom Versuchsobject abgegebenen Kohlensäure und Wasserdampf berechnet werden. Wird nun noch zum Schluss des Versuches durch nochmaliges Wiegen des Versuchsobjectes der Verlust an Körpergewicht festgestellt, dann sind alle Daten für die Berechnung des respiratorischen Stoffumsatzes gegeben.

Der Respirationsapparat von Regnault und Reiset bezweckt directe Bestimmung des bei der Respiration aufgenommenen Sauerstoffs. Er besteht im Wesentlichen aus einer luftdicht geschlossenen Kammer, in die von aussen nur reiner Sauerstoff zutritt, während die gebildete Kohlensäure von Kalilauge absorbirt wird. Die dadurch entstandene Verminderung des Gasvolums innerhalb der Kammer veranlasst die Aspiration neuer Mengen Sauerstoff. Der verbrauchte, in die Kammer eingetretene Sauerstoff kann dem Volumen nach bestimmt werden. Die Kalilauge enthält die ganze producirte Menge Kohlensäure.

Während bei den vorstehenden beiden Methoden der Bestimmung des

Gaswechsels auch die durch die Haut abgegebenen Mengen mitbestimmt werden, ist die Methode von Geppert und Zuntz nur auf die Ermittlung des Gaswechsels durch die Lungen beschränkt. Denn die Versuchsperson athmet nicht in einer geschlossenen Kammer, sondern bei geschlossener Nase durch ein Mundstück, das in Verbindung mit den sog. Müller'schen Ventilen die leichte Trennung von Inspirations- und Exspirationsluft gestattet.

Auch bei dieser Methode wird der aufgenommene Sauerstoff wie die abgegebene Kohlensäure direct bestimmt, indem auf gasanalytischem Wege in abgemessenen Mengen Inspirations- und Exspirationsluft Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt festgestellt werden. Aus der gefundenen Differenz lässt sich dann, da die gesammte, während der Versuchsdauer ein- und ausgeathmete Luft, indem sie durch eine Gasuhr geht, gemessen wird, die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure und des aufgenommenen Sauerstoffs berechnen.

Gelegentlich ist es auch von Interesse, den Umsatz an Schwefel und Phosphor und an Salzen zu kennen. Schwefel und Phosphor werden in den Einnahmen durch Oxydation mit Soda und Salpeter in Schwefelsäure und Phosphorsäure übergeführt und in dieser Form bestimmt. Ebenso Schwefel und Phosphor, die durch den Koth zur Ausscheidung gelangen. Durch den Harn wird Schwefel und Phosphor schon oxydirt als Schwefelsäure und Phosphorsäure ausgeschieden.

Die Salze werden in den Einnahmen und Ausgaben als Asche gewogen.

Das Wasser wird für gewöhnlich bei der Stoffwechselbilanz als solches in Rechnung gebracht.

Versuche über den Gesammtstoffwechsel müssen, sofern sie einen Werth für die Beurtheilung des Stoffumsatzes im Körper haben sollen, sich über längere Zeitperioden erstrecken. Gewöhnlich werden die Ergebnisse solcher Versuche, sofern sie nicht schon an sich die Dauer von 24 Stunden haben, auf diese Zeit berechnet.

§ 2. Die Verwerthung der Resultate der Stoffwechseluntersuchung.

Die Kohlenstoffbestimmung in den Einnahmen und Ausgaben liefert die Grundlage zur Beurtheilung des Verhaltens aller organischen Nahrungsstoffe im Körper. Besteht Kohlenstoffgleichgewicht, d. h. ist gerade so viel Kohlenstoff aufgenommen wie ausgeschieden, so wird eine der aufgenommenen Menge organischer Substanz gleiche Menge auch im Körper verbrannt. Wird mehr Kohlenstoff aufgenommen als ausgeschieden, so setzt der Körper organische Substanz an; wird dagegen mehr ausgeschieden als auf-

genommen, so verliert der Körper von seinem Bestande an organischer Substanz.

Die Stickstoffbestimmung in den Einnahmen und Ausgaben giebt Aufschluss über das Verhalten des Eiweiss im Körper, weil der in der Nahrung aufgenommene Stickstoff fast ausschliesslich im Eiweiss enthalten ist. Da den Eiweissstoffen im Mittel 16 % Stickstoff zukommt, so hat man die gefundene Stickstoffmenge mit 6,25 zu multipliciren, um die betreffende Menge Eiweiss zu erhalten. Wird gerade so viel Stickstoff ausgeschieden, d. h. ebenso viel Eiweiss zersetzt wie aufgenommen, so befindet sich der Körper im **Stickstoffgleichgewicht.** Wird mehr Stickstoff aufgenommen als ausgeschieden, so erfolgt Eiweissansatz (Fleischmast). Giebt der Körper mehr Stickstoff ab, als er aufnimmt, so verliert er von seinem Eiweissbestand. Im Eiweiss verhält sich die Menge des Stickstoffs zu der des Kohlenstoffs wie 1 : 3,3. Mit Hülfe dieser Zahl lässt sich aus den Ergebnissen der Stickstoffbestimmungen in Einnahmen und Ausgaben berechnen, wie viel von dem ein- und ausgeführten Kohlenstoff auf Eiweis entfällt. Subtrahirt man den auf Eiweiss entfallenden Kohlenstoff von dem Gesammtkohlenstoff der Einnahmen oder Ausgaben, so erhält man den Theil des aufgenommenen oder ausgeschiedenen Kohlenstoffs, der auf die stickstofffreien Nahrungsstoffe Fett und Kohlehydrate kommt. Man kann so berechnen, wie viel stickstofffreie Nahrungsstoffe neben Eiweiss im Körper verbraucht werden und ob Ansatz oder Verlust stickstofffreier Körpersubstanz stattfindet.

Sauerstoffbestimmungen sind für die Beurtheilung der Stoffwechselvorgänge hauptsächlich für den eingeathmeten Sauerstoff von Bedeutung. Die Menge des eingeathmeten Sauerstoffs ist beim Warmblüter ein Maass für die Gesammtgrösse der Verbrennung im Körper. Aus dem Sauerstoffverbrauch lässt sich nämlich auch berechnen, wie viel Wasserstoff neben Kohlenstoff im Körper oxydirt worden ist.

Bei Kaltblütern hat die Sauerstoffbestimmung weniger Werth, weil der eingeathmete Sauerstoff nicht gleich verbraucht, sondern für kürzere oder längere Zeit aufgespeichert wird, was daraus hervorgeht, dass Kaltblüter sogar einige Zeit in sauerstofffreier Atmosphäre leben können. Warmblüter dagegen speichern keine erheblichen Mengen von Sauerstoff auf. Sie können die Sauerstoffzufuhr höchstens einige Minuten entbehren. Eine Ausnahme machen hierin nur die warmblütigen Winterschläfer, die während der Zeit des Wachens einen nicht unerheblichen Vorrath von Sauerstoff aufnehmen zu können scheinen.

Eine besondere Bedeutung erhält die Sauerstoffbestimmung für die Berechnung des **respiratorischen Quotienten.** Der respiratorische

Quotient ist die Zahl, welche das Volumverhältniss der ausgeschiedenen Kohlensäure zum aufgenommenen Sauerstoff angiebt. Der respiratorische Quotient giebt desshalb Aufschluss darüber, wie viel von dem eingeathmeten Sauerstoff zur Verbrennung des durch die Lungen ausgeschiedenen Kohlenstoffs verbraucht wird und wie viel auf die Oxydation anderer Elemente, speciell des Wasserstoffs, entfällt.

Wird reiner Kohlenstoff durch den Sauerstoff zu Kohlensäure oxydirt, so entsteht ein dem verbrauchten Volumen Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure. Der respiratorische Quotient ist in diesem Falle gleich 1. Wird neben Kohlenstoff aber auch Wasserstoff oxydirt, so ist bei gleichem Sauerstoffverbrauch das Volumen der entstandenen Kohlensäure um so kleiner, je mehr Sauerstoff zur Bildung von Wasser verbraucht wurde; der respiratorische Quotient wird kleiner als 1. Gleich 1 wird der respiratorische Quotient, wenn im Körper Kohlehydrate verbrannt werden. Die Kohlehydrate enthalten an sich schon so viel Sauerstoff, als zur Bindung ihres Wasserstoffes nöthig ist. Der Sauerstoff wird daher ganz zur Oxydation des Kohlenstoffes verwendet. Bei Eiweiss und Fett ist der respiratorische Quotient kleiner als 1, weil bei ihrer Verbrennung ein Theil des aufgenommenen Sauerstoffs zur Oxydation des Wasserstoffes verbraucht wird. Für Eiweiss ist der respiratorische Quotient = 0,8, d. h. auf 1 l Sauerstoffverbrauch kommen 800 ccm Kohlensäure. Bei den Fetten ist der respiratorische Quotient = 0,7: auf 1 l zugeführten Sauerstoffs werden nur 700 ccm Kohlensäure gebildet. Der respiratorische Quotient kann aber auch grösser als 1 werden, wenn ein grösseres Volumen Kohlensäure ausgeschieden als Sauerstoff aufgenommen wird. Das ist dann der Fall, wenn der Sauerstoff der Nahrungsbestandtheile zur Bildung von Kohlensäure verwendet wird, d. h. wenn im Körper sauerstoffreiche Nahrungsstoffe, z. B. Kohlehydrate, zu sauerstoffärmeren, z. B. zu Fetten, reducirt werden. Der respiratorische Quotient kann aber auch kleiner sein als bei reiner Fettverbrennung, wenn der eingeführte Sauerstoff in Form sauerstoffreicherer Verbindungen aufgespeichert wird.

Der respiratorische Quotient ist demnach beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Er ist am grössten bei kohlehydratreicher Nahrung, am kleinsten bei fettreicher Nahrung. Aber auch unabhängig von der Nahrung kann man ein periodisches Schwanken des respiratorischen Quotienten beobachten, indem zu der einen Zeit relativ mehr Kohlensäure ausgeschieden, zu einer anderen relativ mehr Sauerstoff aufgenommen wird, was darauf hindeutet, dass der

aufgenommene Sauerstoff nicht immer unmittelbar zur Bildung von Kohlensäure verwendet wird, sondern zuerst sauerstoffreichere Verbindungen bildet, die dann erst in einer etwas späteren Periode zu Kohlensäure und Wasser vollständig oxydirt werden.

Aus alle dem geht hervor, dass die Kenntniss des respiratorischen Quotienten einen tiefen Einblick in die Verbrennungsprocesse des Organismus gestattet.

Die Bestimmungen des Schwefels und des Phosphors in Einnahmen und Ausgaben sind ebenfalls von Bedeutung für die Beurtheilung des Eiweissstoffwechsels.

Die Wasserbilanz giebt nicht nur an, wie viel Wasser ein- und ausgeführt wurde, sondern auch wie viel Wasser bei dem Oxydationsprocess im Körper entstanden ist.

Für die durch den Koth ausgeschiedenen Stoffe muss hier noch bemerkt werden, dass der Koth nicht nur Endproducte des Stoffwechsels, sondern auch unverdaute und nicht resorbirte Nahrungsbestandtheile enthält. Die Menge der letzteren muss von der Menge der eingeführten Nahrung abgezogen werden, weil die nicht resorbirten Nahrungsstoffe nicht mit in die Berechnung der eigentlichen Stoffwechselgrösse gezogen werden dürfen. Es ist jedoch zur Zeit noch nicht möglich, die Menge der im Koth enthaltenen und nicht resorbirten Nahrungsstoffe getrennt von der der Stoffwechselproducte genau zu bestimmen. Man schätzt für den Menschen den durch den Koth in Form von Stoffwechselendproducten täglich ausgeschiedenen Stickstoff auf 1 g. Diese Schätzung gründet sich auf Beobachtungen über die Grösse der Kothausscheidung beim Hunger.

§ 3. **Beispiel einer Stoffwechselbilanz.**

Zur Erläuterung einer Stoffwechselbilanz beim Menschen sei folgender Fall angenommen. Ein erwachsener ruhender Mann von 70 kg Anfangsgewicht verbleibe während 24 Stunden in der Kammer des Voit'schen Respirationsapparates und ernähre sich mit Fleisch, Brot, Butter, Kartoffel, Kochsalz und Trinkwasser, wobei sein Körpergewicht auf 70,138 kg steige.

Die Einnahmen durch die Nahrung betragen:

Einnahmen.

	g	Darin C g	Darin N g
Eiweiss	130	69	21
Fett	100	76	—
Kohlehydrate	400	176	—
Salze	30	—	—
Wasser	2100	—	—
Summa der Einnahmen . .	2760	321	21

Die Ausgaben durch Harn, Koth und Respiration betragen:

Ausgaben.

	g	Wasser g	Salz g	Stoffw.-Producte g	Darin C g	Darin N g
Harn	1355	1280	24	51	14	19
Koth	120	85	6	29	16	2
Respiration . . .	1867	950	—	917	250	—
Summa der Ausgaben	3342	2315	30	997	280	21

Die Versuchsperson hätte demnach ausgegeben 3342 g. Diesen Ausgaben stehen gegenüber 2760 g Einnahmen in der Nahrung. Nun ist das Körpergewicht während der Versuchsdauer um 138 g gestiegen. Es muss desshalb ausser durch die Nahrung auf einem anderen Wege Stoff zugeführt worden sein und das ist der eingeathmete Sauerstoff, dessen Menge sich aus den obigen Daten nach der Gleichung berechnen lässt:

Sauerstoff = Körperendgewicht + Ausgaben — (Körperanfangsgewicht + Einnahmen).

Körperendgewicht	70138 g	
+ Ausgaben	3342 g	
		73480 g
Körperanfangsgewicht	70000 g	
+ Einnahmen	2760 g	
		72760 g
Menge des eingeathmeten Sauerstoffs:		720 g.

Es würde sich demnach die Stoffwechselbilanz folgendermaassen gestalten:

Gesammtstoffbilanz.

		Kohlenstoff-	Stickstoff-	Salz-
		Bilanz		
Einnahmen:				
Nahrung . .	2760	321	21	30
Sauerstoff . .	720			
	3480			
Ausgaben:				
Harn . . .	1355	280	21	30
Koth . . .	120			
Respiration .	1867			
	3343			
Differenz	+ 138	+ 41	—	—

Diese Tabelle lehrt Folgendes:

1. Das Gesammtgewicht der Einnahmen ist um 138 g grösser als das der Ausgaben. Es ist der Körper um diesen Betrag schwerer geworden.

2. Es besteht Stickstoffgleichgewicht, d. h. es ist gerade so viel Stickstoff ausgeschieden worden, wie im Nahrungseiweiss zugeführt wurde.

3. Es besteht kein Kohlenstoffgleichgewicht, denn es sind 41 g Kohlenstoff weniger ausgeschieden als eingeführt. Diese 41 g Kohlenstoff müssen im Körper abgelagert sein.

Aus den Stickstoffzahlen lässt sich berechnen, dass 69 g Kohlenstoff auf das eingeführte und ebensoviel auf das umgesetzte Eiweiss entfallen. Folglich sind 252 g Kohlenstoff in den eingenommenen und 211 g Kohlenstoff in den verbrannten stickstofffreien Nahrungsstoffen enthalten. *Es hat demnach Ansatz von so viel stickstofffreier Substanz stattgefunden als 41 g Kohlenstoff entspricht.*

4. Ob die abgelagerten 41 g Kohlenstoff in Form von Fett oder von Kohlehydrat im Körper enthalten sind, lässt sich ungefähr beurtheilen auf Grund einer Bilanz des eingeathmeten und des in der Kohlensäure ausgeschiedenen Sauerstoffs, oder durch die Ermittlung des respiratorischen Quotienten. Eingeathmet wurden 720 g Sauerstoff; ausgeathmet wurden 917 g Kohlensäure. In dieser Kohlen-

säure sind enthalten 667 g Sauerstoff. Es wären demnach 53 g Sauerstoff im Körper anders als zur Bildung von Kohlensäure verbraucht worden. Diese 53 g Sauerstoff können rund 6 g Wasserstoff binden.

Die Frage, aus welcher der drei Arten von Nahrungsstoffen diese 6 g Wasserstoff stammen, lässt sich entscheiden durch folgende Ueberlegung.

a) Aus den Kohlehydraten stammt der Wasserstoff nicht, weil die Kohlehydrate schon genug Sauerstoff zur Bindung ihres Wasserstoffes enthalten.

b) Der Bedarf der zersetzten 130 g Eiweiss an Sauerstoff zur Oxydation des Wasserstoffes ergiebt sich aus Folgendem: Der Kohlenstoff des Eiweiss wird nicht ausschliesslich zu Kohlensäure verbrannt, sondern zum Theil im Harnstoff ausgeschieden; die Menge Kohlenstoff, die in unserem Falle im Harnstoff ausgeschieden wurde, beträgt 9 g. Auf diese 9 g Kohlenstoff im Harnstoff entfallen 12 g Sauerstoff. Der Wasserstoff des Eiweiss wird auch nicht ganz oxydirt, sondern zum Theil ebenfalls im Harnstoff, und zwar an Stickstoff gebunden, ausgeschieden. Der noch zu oxydirende Rest des Wasserstoffs beträgt 6 g und erfordert zu seiner Oxydation 48 g Sauerstoff. Folglich werden für die Oxydation des Theiles des Eiweiss, der nicht als Kohlensäure ausgeathmet wird, in Summa 60 g Sauerstoff benöthigt. 31 g Sauerstoff sind aber schon in dem zugeführten Eiweiss enthalten, folglich mussten zur Oxydation des Wasserstoffes in diesem Eiweiss noch 29 g des eingeathmeten Sauerstoffes aufgewendet werden.

c) Für die Oxydation des Wasserstoffes der Fette bleiben demnach noch 24 g des eingeathmeten Sauerstoffes übrig. Diese oxydiren 3 g Wasserstoff, entsprechend 25 g Fett. Thatsächlich muss die Menge des zersetzten Fettes um 3 g grösser sein, weil auch schon im Fett Sauerstoff enthalten ist. Diese verbrannten 28 g Fett enthalten 21 g Kohlenstoff. Zieht man die 21 g Kohlenstoff des oxydirten Fettes von der Kohlenstoffmenge des ganzen Fettes (76 g) ab, so bleiben 55 g Kohlenstoff im Fett, die nicht oxydirt sein können. Diese 55 g Kohlenstoff des Fettes sind aber nicht alle im Körper abgelagert, sondern ein Theil derselben ist unausgenützt durch den Koth ausgeschieden worden. Rechnet man diesen Theil zu etwa 12 g, welche Zahl im Einklange steht mit dem Kohlenstoffgehalt des Kothes, so kommt man zu einer Menge für den im Körper abgelagerten Kohlenstoff des Fettes (43 g), die ziemlich genau übereinstimmt mit den thatsächlich beobachteten 41 g.

Es muss demnach der im Körper zurückgebliebene Kohlenstoff in Form von Fett abgelagert worden sein, während der Kohlenstoff der Kohlehydrate ganz oxydirt wurde.

Letzteres ergiebt sich auch aus der Grösse des respiratorischen Quotienten. Das Volumen der ausgeschiedenen Kohlensäure beträgt 464 l; das Volumen des aufgenommenen Sauerstoffs 503 l. Hieraus berechnet sich der respiratorische Quotient nach der Gleichung:

$$RQ = \frac{\text{Vol. } CO_2}{\text{Vol. } O_2} = \frac{464}{503} = 0{,}92.$$

Dieser respiratorische Quotient von 0,92 ist kleiner als 1; d. h. es ist der eingeathmete Sauerstoff auch zur Oxydation von Wasserstoff verbraucht worden. Er ist aber viel grösser als der des Eiweiss,

was so viel heisst, dass neben Eiweiss jedenfalls nur wenig Fett, dagegen vorwiegend Kohlehydrate verbrannt worden sind.

5. Nach der eben angestellten Berechnung wären im Körper entsprechend den 41 g Kohlenstoff rund 55 g Fett abgelagert worden. Im Ganzen hat sich jedoch eine Gewichtszunahme von 138 g, also 83 g mehr, gezeigt. Diese 83 g können nur als Wasser im Körper vorhanden sein. Die Wasserbilanz ergiebt, dass 2100 g Wasser aufgenommen, 2315 g Wasser abgegeben worden sind, also mehr Wasser ausgeschieden als aufgenommen wurde. Doch muss berücksichtigt werden, dass im Körper bei der Verbrennung Wasser entstanden ist. Es wurden nämlich aus den verbrannten Kohlehydraten 224 g, aus dem verbrannten Eiweiss 54 g und aus dem verbrannten Fett 30 g Wasser gebildet, im Ganzen 308 g. Davon wurden ausgeschieden 215 g, während der Rest von 93 g im Körper zurückblieb. Diese berechnete Zahl stimmt ziemlich mit der beobachteten Zahl überein. Die Differenz erklärt sich durch die Aufrundung der Zahlen bei der Berechnung; ausserdem würde sie bei einem thatsächlich angestellten Versuch innerhalb der Grenzen der unvermeidlichen Versuchsfehler liegen.

6. Die Salzbilanz zeigt, dass gerade so viel Salz ausgeschieden als aufgenommen wurde. Der Salzgehalt des Körpers hat also weder zu- noch abgenommen.

§ 4. Abhängigkeit des Stoffwechsels von verschiedenen Bedingungen.

Die Grösse des Stoffumsatzes ist abhängig:

1. von der Menge und der Zusammensetzung der zugeführten Nahrung;

2. von den Arbeitsleistungen und der Wärmeabgabe des Organismus;

3. von der Körpergrösse, dem Alter und Geschlecht.

I. Der Einfluss der Nahrung auf den Stoffwechsel.

A. Der Stoffwechsel beim Hunger des ruhenden Körpers.

Für das Verständniss der Stoffwechselvorgänge im Körper sind von grosser Wichtigkeit die Ergebnisse der Stoffwechselversuche beim Hunger, wenn also dem Körper gar keine Nahrung oder nur ein Theil der nothwendigen Nahrungsstoffe zugeführt wird und er mehr oder weniger auf Kosten seiner eigenen Leibessubstanz die Verbrennungsprocesse unterhalten muss.

Der Hunger kann sein ein vollständiger, wenn gar keine Nahrungsstoffe zugeführt werden, oder ein theilweiser, wenn die Zufuhr nur einzelner Nahrungsstoffe ausfällt, oder wenn zwar sämmtliche nothwendigen Nahrungsstoffe jedoch in unzureichender Menge eingeführt werden.

a) **Absoluter Hunger.**

Selbst wenn gar keine Nahrungsstoffe eingeführt werden, gehen die Verbrennungsprocesse doch weiter vor sich, sind aber in ihrer Grösse herabgesetzt. Es werden jedoch nicht alle Factoren des Gesammtstoffwechsels in gleichem Maasse beeinflusst. Die Ausscheidung von anorganischen Bestandtheilen, Wasser und Salzen, nimmt im Verlaufe der Hungerperiode stetig ab und hört für das Kochsalz schliesslich ganz auf, während von den anderen Salzen speciell Kalium- und Calciumphosphat auch bis zum Eintritt des Hungertodes in geringer Menge zur Ausscheidung gelangen, da sie beim Zerfall der Gewebe fortwährend entbehrlich werden. Kurz vor Eintritt des Todes kommt es gewöhnlich zu einem Ansteigen der Wasser- und Salzausfuhr, was mit einer prämortalen Steigerung des Gewebszerfalls zusammenfällt (siehe unten).

Die Kohlensäureausscheidung sinkt am meisten in den ersten Hungertagen, während der späteren Hungertage nimmt sie nur wenig mehr ab. Genaue Zahlenangaben lassen sich hierüber schwer machen, weil die Grösse der Abnahme der Kohlensäureausscheidung abhängig ist von der Menge und der Art der kurz vor Beginn des Hungers zugeführten Nahrung.

Die Sauerstoffaufnahme ist beim Hunger ebenfalls vermindert, doch nicht in dem Maasse, wie die Kohlensäureausscheidung. Es ist desshalb die Verbrennungsgrösse beim Hunger des ruhenden gegenüber der Verbrennungsgrösse beim ernährten ruhenden Organismus nicht so beträchtlich vermindert, als der Abnahme der Kohlensäurebildung entspricht. Es wird im Hunger zwar weniger Kohlenstoff, dafür aber mehr Wasserstoff verbrannt, so dass der Sauerstoffverbrauch höchstens um 20—25 % vermindert ist. Desshalb wird der respiratorische Quotient in den ersten Hungertagen rasch kleiner, um dann auf einer ziemlich constanten Grösse bis einige Tage vor Eintritt des Hungertodes zu bleiben. Der constant bleibende Werth des respiratorischen Quotienten ist um so kleiner, je mehr Fett der Körper in sich aufgespeichert hat. Bei fettreichen Versuchsthieren hat der respiratorische Quotient eine Grösse, wie sie etwa bei reiner Fettverbrennung sein müsste. In den letzten Tagen vor Eintritt des Hungertodes nimmt jedoch

der respiratorische Quotient wegen vermehrten Eiweissverbrauchs wieder zu.

Der Eiweissverbrauch (die Stickstoffausscheidung) sinkt in den ersten Hungertagen rasch auf mehr als die Hälfte, bleibt dann für einige Tage constant und steigt zuletzt bis zum Eintritt des Hungertodes wieder an und zwar unter Umständen auf eine grössere Zahl als vor dem Hunger. Der Verlauf des Eiweissverbrauches während des Hungers ist abhängig von der Menge der im Körper abgelagerten stickstofffreien Brennmaterialien, von denen, da Kohlehydrate (Glycogen) bereits in den ersten Tagen verbraucht werden, nur das Fett von besonderer Bedeutung sein kann. Je länger der Fettvorrath vorhält, um so länger dauert es, bis die Steigerung der Stickstoffausscheidung eintritt. Dass die Stickstoffausscheidung erst nach einigen Hungertagen ihr Minimum erreicht, um dann für einige Zeit constant zu bleiben und zuletzt wieder anzusteigen, beruht offenbar darauf, dass das Eiweiss im Anfang leichter, später schwerer als Fett vom Organismus zur Bestreitung der Verbrennungsprocesse herangezogen werden kann.

Der Stoffverlust beim Hunger betrifft nicht alle Organe in demselben Maasse. Hauptsächlich sind dabei das Fettgewebe, die Muskeln und die grossen Unterleibsdrüsen, weniger das Herz, das Gehirn und die Athemmusculatur betheiligt. Mit dem Hunger muss demnach ein fortwährender Schwund an Körpergewicht einhergehen, der in den ersten Hungertagen am grössten ist und zu zwei Drittel durch Wasserverlust, zu einem Drittel durch Verlust an Körpereiweiss und Fett bedingt ist; der Fettverlust beträgt dem Gewichte nach das Zwei- bis Vierfache des Eiweissverlustes.

Der Eintritt des Todes ist daher abhängig von dem Ernährungszustande bei Beginn des Hungers und tritt ungefähr dann ein, wenn mehr als die Hälfte des Körpergewichtes verloren gegangen ist.

Neben dem Stoffverlust bedingt der Hunger noch folgende Erscheinungen: die Herzthätigkeit wird schwächer, die Zahl der Herzschläge ist vermindert. Es stellt sich allgemeine Schwäche ein (psychischer Depressionszustand). Die Körpertemperatur erleidet erst kurz vor Eintritt des Todes eine Abnahme um rund 10°. Das bei der Darmfäulniss entstandene Indol und die aromatischen Oxysäuren verschwinden aus dem Harn, dagegen wird bis zum Eintritt des Todes Phenolschwefelsäure durch den Harn ausgeschieden.

b) **Partieller Hunger.**

Werden nur einzelne Bestandtheile der zum Leben nöthigen Nahrung zugeführt, oder alle aber in zu geringen Mengen, so wird der Eintritt des Hungertodes nur verzögert.

1. Mangel an Wasser in der Nahrung führt sogar rascher

als der Mangel an Nahrung überhaupt zum Tode, offenbar desshalb, weil zum normalen Ablauf der Stoffwechselvorgänge ein bestimmtes Verhältniss von Wasser und festen Bestandtheilen im Körper gegeben sein muss. Ueberdies wird die Aufnahme trockener Nahrung sehr bald verweigert, so dass Mangel an Wasser zuletzt absoluten Hunger zur Folge hat.

2. Salzhunger. Bei vollständiger Entziehung der Salze in der Nahrung nimmt die Salzausscheidung stetig ab und die des Kochsalzes hört schliesslich vollständig auf, schon zu einer Zeit, wo noch beträchtliche Mengen von Kochsalz im Körper enthalten sind. Kalium- und Calciumphosphate werden dagegen fortgesetzt ausgeschieden. Durch Zufuhr organischer Nahrungsstoffe wird zwar die Ausscheidung dieser letzteren Salze etwas herabgesetzt, weil die aus dem Zerfall der Gewebe hervorgegangenen Salze offenbar wieder zur Regeneration dieser Gewebe benützt werden können. Ein Theil geht aber trotzdem fortwährend verloren und da ein gewisses Verhältniss von Salzen, gerade so wie von Wasser, zu den organischen Bestandtheilen für die Erhaltung des Lebens nothwendig ist, so tritt nach einiger Zeit doch der Tod unter Erscheinungen von Schwäche und Lähmung ein.

3. Mangel an sämmtlichen organischen Bestandtheilen in der Nahrung.

Wenn gar keine organischen Nahrungsbestandtheile, sondern nur Wasser und Salz zugeführt werden, so tritt schliesslich doch der Hungertod ein. Die Erscheinungen des Stoffumsatzes sind dabei im Wesentlichen dieselben, wie beim absoluten Hunger: es verbraucht der Organismus seine eigene Körpersubstanz, nur tritt der Hungertod etwas später ein.

4. Eiweisshunger.

Wegfall der Eiweissstoffe aus der Nahrung bei genügender Zufuhr von Wasser, Salzen, Kohlehydraten und Fett führt zum Verlust von Körpereiweiss und dadurch zum Hungertode, weil Fett und Kohlehydrate nicht im Stande sind, den Organismus vor Verlust an Körpereiweiss zu schützen. Der tägliche Eiweissverlust ist allerdings etwas geringer wie beim absoluten Hunger und es tritt desshalb der Tod später und ohne prämortale Steigerung der Stickstoffausscheidung ein.

Bei ausschliesslicher Einfuhr von Fett geht der Fettverbrauch des Körpers weiter, nur wird das verbrannte Fett durch das eingeführte Fett ersetzt. Wird in diesem Falle Fett im Ueberschuss in den Körper eingeführt, so kann zwar ein Theil des Ueberschusses als Fett im Körper angesetzt werden, aber es kommt zugleich zu

einer Steigerung der Gesammtgrösse des Stoffumsatzes und zwar sowohl des Eiweiss- als auch des Fettverbrauches.

Bei ausschliesslicher Einfuhr hinreichender Mengen Kohlehydrate kann der Fettverlust des Körpers vollständig verhütet werden, ja es kann sogar ein Ueberschuss eingeführter Kohlehydrate als Fett im Körper angesetzt werden.

Auch noch eine Zugabe an Leim kann den Verlust an Körpereiweiss nicht verhindern. Freilich ist der tägliche Verlust an Körpereiweiss bei Eingabe von Leim geringer, als bei Einfuhr von Fett und Kohlehydraten allein. Proteosen dagegen sind im Stande, den Eiweissverbrauch des Körpers vollständig zu decken.

5. Mangel an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung bei genügender Eiweisszufuhr.

Fett und Kohlehydrate können wenigstens bei den Fleischfressern vollständig durch Eiweiss ersetzt werden. Beispielsweise kann ein Hund durch Ernährung mit magerem Fleisch, das fast reine Eiweissnahrung ist, auf seinem Bestande erhalten werden. Die Ernährung des Menschen mit Eiweiss allein ist längere Zeit hindurch nicht durchführbar, weil die ausschliessliche Fleischnahrung Verdauungsstörungen hervorruft.

6. Werden alle nöthigen Nahrungsstoffe in den Körper eingeführt, aber nicht in hinreichender Menge, so sind zwei Fälle zu unterscheiden: 1. Die Menge reicht absolut nicht aus; der Körper zehrt stetig von seinem eigenen Bestande weiter, dann muss schliesslich auch der Hungertod eintreten, wenn auch bedeutend später als beim absoluten Hunger. 2. Die Menge der eingeführten Nahrungsstoffe ist nur relativ unzureichend, um den Bestand des Körpers zu Beginn des Hungers zu erhalten. Es verliert in diesem Falle der Körper so viel von seiner Substanz, bis die zugeführte Nahrung mit dem Verbrauche im Gleichgewicht ist. Nun bleibt der Körper auf dem erreichten Bestand. Der Körper magert in diesem Falle ab, geht aber nicht zu Grunde.

B. Stoffwechsel bei ausreichender Nahrungszufuhr.

Die Nahrungszufuhr veranlasst eine Steigerung des Gesammtstoffwechsels gegenüber dem Hunger. Indess verhält sich der thierische Organismus nicht etwa wie ein Ofen, der um so mehr Brennmaterial verbrennt, je mehr ihm zugeführt wird, denn er kann einen beträchtlichen Theil des zugeführten Brennmaterials in sich ablagern. Ausserdem ist diese Stoffwechselsteigerung weniger abhängig von der absoluten Menge des zugeführten Brennmaterials,

als von dessen Zusammensetzung und schliesslich hängt die Grösse des Stoffumsatzes ausser von der Nahrungsaufnahme in viel höherem Grade von anderen Bedingungen: von dem Bedarf des Körpers an Wärme und den Arbeitsleistungen, ab.

Die Zufuhr und Zusammensetzung der Nahrung beeinflusst die Stoffwechselgrösse in folgender Weise:

1. Einfluss des Eiweiss auf den Stoffwechsel.

Der Einfluss des Eiweiss auf den Stoffwechsel lässt sich am besten untersuchen bei Fleischfressern, denen man ausser Wasser und Salz nur noch Eiweiss in der Nahrung zuzuführen braucht. Gesetzt den Fall, es werde ein Hund mit so viel Eiweiss ernährt, als er umsetzt, so besteht Stickstoffgleichgewicht, denn die Stickstoffeinnahmen sind gleich den Stickstoffausgaben. Wird bei dem in Stickstoffgleichgewicht befindlichen Hund mehr Eiweiss in der Nahrung eingegeben, so sind drei Möglichkeiten über die Verwendung des mehr zugeführten Eiweiss gegeben: 1. Das mehr zugeführte Eiweiss wird ganz im Körper angesetzt; 2. das mehr zugeführte Eiweiss wird ganz im Körper verbrannt; 3. es wird zum Theil angesetzt, zum Theil verbrannt. Von den drei genannten Möglichkeiten trifft in Wirklichkeit die dritte zu; und zwar wird der weitaus grösste Theil des mehr zugeführten Eiweiss verbrannt, nur ein kleiner Theil im Körper als Fleisch angesetzt.

Durch den Fleischansatz wird aber die Grösse des Eiweissbedürfnisses gesteigert, weil diese abhängig ist von dem Fleischgewichte des Körpers. Entspricht das Eiweissbedürfniss des neuen Fleischbestandes der zugeführten grösseren Menge Nahrungseiweiss, so ist das Stickstoffgleichgewicht wieder hergestellt. Die Möglichkeit eines derartigen Fleischansatzes ist allerdings eine beschränkte, weil sehr grosse Eiweissmengen von den Verdauungsorganen nicht mehr bewältigt werden können.

Wird bei einem Hunde, der sich bei ausschliesslicher Eiweisszufuhr im Stickstoffgleichgewicht befindet, weniger Eiweiss in der Nahrung eingeführt, so verliert der Körper von seinem Fleischbestande, bis dieser eine solche Grösse erreicht hat, dass das zugeführte Eiweiss dem Eiweissbedürfnisse des Fleischbestandes wieder entspricht und wiederum Stickstoffgleichgewicht hergestellt ist. Von einer unteren Grenze der Eiweisszufuhr ab stellt sich das Stickstoffgleichgewicht freilich nicht mehr her, es zersetzt der Körper fortwährend mehr Eiweiss, als ihm zugeführt wird, und die Folge davon ist der Hungertod.

Die kleinste Menge Eiweiss, mit der sich das Thier bei reiner Eiweissnahrung auf Stickstoffgleichgewicht setzen kann, muss aber beträchtlich grösser sein als die im absoluten Hunger zersetzte Eiweissmenge. Wird nämlich einem Thier in der Nahrung gerade so viel Eiweiss verabreicht, als es im Hunger zersetzt, so tritt nicht Stickstoffgleichgewicht ein, sondern das Thier zersetzt neben dem eingeführten noch weiter von seinem Körpereiweiss. Je mehr Eiweiss nun in der Nahrung zugeführt wird, desto geringer ist der Verlust an Körpereiweiss und wenn rund 2 ½mal so viel Eiweiss in der Nahrung eingegeben, als im Hunger zersetzt wird, dann tritt erst Stickstoffgleichgewicht ein.

Die Ergebnisse der Stoffwechselversuche mit reiner Eiweissnahrung führen also zu folgenden Sätzen:

1. Innerhalb gewisser Grenzen kann sich der Körper mit beliebig grossen Mengen eingeführten Eiweiss auf Stickstoffgleichgewicht stellen.

2. Bei reichlicher Eiweissnahrung kann der Körper weit mehr Eiweiss zersetzen, als seinem wirklichen Nahrungsbedürfniss entspricht. Jede vermehrte Eiweisszufuhr steigert auch den Eiweissumsatz.

Der Körper spart sich also den grössten Theil des Ueberschusses des eingeführten Nahrungseiweiss nicht für den Fall der Noth auf, sondern zersetzt ihn, und zwar, wie es scheint, unnöthiger Weise. Diese Steigerung der Eiweisszersetzung über den Bedarf wird **Luxusconsumption** des Eiweiss genannt. Was die Luxusconsumption bezweckt, ist nicht bekannt.

3. Bei reiner Eiweissnahrung lässt sich ein Eiweissansatz (Fleischmast) durch vermehrte Eiweisszufuhr auf die Dauer nicht in erheblichem Maasse erzielen.

Für die Praxis ergiebt sich aus letzterem noch der Satz, dass körperlich heruntergekommene Individuen nicht vorwiegend mit Eiweiss ernährt werden dürfen, wenn man Fleischansatz bezweckt.

2. Der Einfluss des Fettes und der Kohlehydrate auf den Stoffwechsel.

Wird ein Mensch mit gemischter Nahrung (Eiweiss, Fett, Kohlehydrate, Wasser und Salze) auf Stoffwechselgleichgewicht gesetzt, und wird dann die Menge der stickstofffreien Nahrungsstoffe (Fett und Kohlehydrate) vergrössert, so wird dadurch der Umsatz der stickstofffreien Substanzen gesteigert, aber der Eiweissumsatz dafür annähernd entsprechend den Gesetzen der Isodynamie (siehe S. 100) eingeschränkt, so dass in Wirklichkeit keine allgemeine Steigerung der Verbrennungsgrösse resultirt. *Fett und Kohlehydrate wirken also eiweisssparend*, das ersparte Eiweiss wird als

Fleisch im Körper angesetzt. Besteht alsdann noch ein Ueberschuss an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung, so wird dieser im Körper ganz und zwar vorwiegend als Fett abgelagert. Für Fett und Kohlehydrate giebt es also keine Luxusconsumption.

Zwischen Fett und Kohlehydraten besteht hinsichtlich ihres Einflusses auf die Stoffwechselgrösse kein wesentlicher Unterschied, nur werden die Kohlehydrate leichter verbrannt als die Fette und wirken viel stärker eiweisssparend; im Uebrigen können sie sich gegenseitig nach den Gesetzen der Isodynamie vollständig vertreten.

Geradeso wie Fett und Kohlehydrate bewirkt auch der Leim Eiweissersparniss, nur noch in viel höherem Grade als sogar die Kohlehydrate.

Wenn, wie in dem erwähnten Falle des Stoffwechselgleichgewichts mit gemischter Kost, nur die Zufuhr von Fetten, Kohlehydraten oder Leim gesteigert wird, dagegen die Zufuhr des Eiweiss gleich bleibt, dann ist die Eiweissersparniss nicht von so grossem Betrage. Es kann in solchem Falle durch Leim bis zu 30 % Eiweiss erspart werden, durch Kohlehydrate nur bis etwa 15 %, durch Fett noch weniger. Anders dagegen gestaltet sich die Eiweissersparniss, wenn zugleich mit der Steigerung der anderen Nahrungsstoffe die Zufuhr von Eiweiss vermindert wird. Wenn man Eiweiss der Nahrung durch Fett, Kohlehydrate oder Leim ersetzt, so kann man mit viel geringeren Mengen Eiweiss den Eiweissbestand des Körpers erhalten, als bei vorwiegender Eiweisskost. Das Minimum der Eiweisszufuhr bei gemischter Kost oder das unentbehrliche Eiweiss (siehe S. 100) ist für den Menschen auf etwa 70 g zu schätzen; man hat sogar beobachtet, dass erwachsene Männer kurze Zeit hindurch mit sogar bloss 40 g Eiweiss sich auf ihrem Eiweissbestande erhalten konnten. Bei solch geringen Mengen Nahrungseiweiss müssen übrigens mehr Fett und Kohlehydrate zugeführt werden, als es nach den Gesetzen der Isodynamie streng genommen erforderlich wäre. Uebrigens verhalten sich hierbei die Nahrungsstoffe, die das Eiweiss ersetzen können, verschieden: am günstigsten wirkt der Leim; weniger günstig wirken schon die Kohlehydrate, am ungünstigsten die Fette. Für die Fette kommt hierbei noch in Betracht, dass übermässige Zufuhr derselben sogar eine Steigerung des Eiweissverbrauches bedingen kann.

Wird bei ausreichender gemischter Nahrung die Eiweisszufuhr gesteigert, so kommt es zu einer Steigerung des Stickstoffumsatzes und damit zu einer Steigerung der Verbrennungsgrösse im Körper überhaupt. Diese Zunahme der Verbrennungsgrösse ist aber nicht

so beträchtlich, wie nach Vermehrung der Eiweisszufuhr bei reiner Eiweissnahrung, weil einerseits die mit eingeführten Kohlehydrate und Fette (bezw. Leim) eiweisssparend wirken, d. h. einen beträchtlicheren Theil des mehr zugeführten Eiweiss als Fleisch zum Ansatz bringen; anderseits werden durch die Mehrverbrennung von Eiweiss Fett bezw. Kohlehydrate gespart, der Verbrauch an Fett und Kohlehydraten etwas herabgesetzt, d. h. es werden Fett und Kohlehydrate im Körper abgelagert.

Hieraus geht hervor, dass 1. auch bei gemischter Nahrung Luxusconsumption von Eiweiss auf vermehrte Eiweisszufuhr hin eintritt; 2. dass aber nicht alles mehr zugeführte Eiweiss verbrannt, sondern durch die eiweisssparende Wirkung der Fette und Kohlehydrate ein beträchtlicher Theil als Fleisch zum Ansatz gebracht wird; 3. dass der Mehrverbrauch an Eiweiss sparend wirkt auf den Verbrauch von Fetten und Kohlehydraten, die im Körper zum Ansatz gebracht werden.

Es kann demnach durch Fett und Kohlehydrate (bezw. Leim) Eiweiss gespart und als Fleisch zum Ansatz gebracht werden (Fleischmast), und zwar ist das in viel höherem Grade der Fall als durch die Mehrzufuhr von Eiweiss an sich schon Eiweissansatz erfolgen kann. Das Eiweiss kann aber auch ersparend auf den Verbrauch von Fett und Kohlehydraten wirken, und zum Ansatz dieser Stoffe im Körper führen (Fettmast).

Aus all dem bisher Gesagten geht hervor, dass die verschiedenen Nahrungsstoffe sich nicht gleichartig im Organismus verhalten. Im Allgemeinen zeigt der Körper die Tendenz, einen Ueberschuss von Eiweiss in der Nahrung leichter zu zersetzen als einen Ueberschuss an stickstofffreier Nahrung. Dem Eiweiss gegenüber verhält sich also der Körper weniger sparsam als gegenüber Fett und Kohlehydraten.

Ferner ergiebt sich aus all dem Gesagten, dass der Körper durch verschiedene Mischungsverhältnisse der Nahrungsstoffe auf seinem Stoffbestand erhalten werden kann. Es fragt sich nun aber: welches ist die zweckmässigste Art der Mischung? Die zweckmässigste Art der Mischung oder **das rationelle Kostmaass** ist für den erwachsenen Mann 100 g Eiweiss, 60 g Fett, 400 g Kohlehydrate. Zu diesen Zahlen ist man gekommen durch Untersuchung der Stoffwechselgrösse bei verschiedenen Menschen. Dabei hat sich noch als bemerkenswerth herausgestellt, dass die Zahlen bei Menschen mit verschiedener Beschäftigung und an verschiedenen Orten keine grossen Verschiedenheiten aufweisen.

Rechnet man die 60 g Fett auf Grund des Gesetzes der Isodynamie in Kohlehydrate um, so ergiebt sich im täglichen Kostmaass ein Verhältniss von Eiweiss zu den Kohlehydraten wie 1 : 5,5. Hier muss noch bemerkt werden, dass die Fette und die Kohlehydrate wiederum entsprechend dem Gesetze der Isodynamie im täglichen Kostmaass innerhalb gewisser Grenzen sich wechselseitig vertreten können.

Wird durch die Ernährung nicht nur eine Erhaltung des Stoffbestandes im Körper bezweckt, sondern soll der Körper durch Fleisch- oder Fettansatz auf einen höheren Stoffbestand gebracht werden, so müssen entsprechend mehr Nahrungsstoffe gereicht werden. Auch hierbei ist es durchaus nicht gleichgültig, welcher der Nahrungsstoffe in seiner Zufuhr gesteigert wird, um entweder Fleischmast oder Fettmast zu erzielen.

Fleischmast kann nur erzielt werden bei Eiweisszufuhr, denn aus Fett und Kohlehydraten wird kein Fleisch gebildet. Bei vorwiegender Eiweissnahrung kann aber nur ein geringer Fleischansatz durch die Steigerung der Eiweisszufuhr erzielt werden. Am günstigsten für den Fleichansatz sind mittlere Gaben Eiweiss neben reichlichen Mengen Fett und Kohlehydraten. Für beträchtlichen Eiweissansatz sind aber noch andere Bedingungen als die Art der Nahrungszufuhr maassgebend; so wird der Fleischansatz (Zunahme des Muskelfleisches) vor allem begünstigt durch zweckmässige Muskelübung (Training).

Fettmast. Ueber die Quellen des im Körper abgelagerten Fettes ist Folgendes zu sagen:

1. Das Körperfett kann entstammen dem Nahrungsfett. Denn wird ein in seiner Zusammensetzung dem Körper fremdes Fett, das specifische Bestandtheile enthält (Rüböl mit Erucasäure), in der Nahrung zugeführt, so findet man danach das Fett von gleicher Zusammensetzung im Körper abgelagert.

2. Das Körperfett kann aus den eingeführten Kohlehydraten durch Reduction und Synthese gebildet werden. Es kann nämlich bei ausschliesslicher reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten (Eiweiss- und Fetthunger) Ansatz von Körperfett erzielt werden. Auch bei gemischter Nahrung werden reichlich zugeführte Kohlehydrate als Fett angesetzt. Dafür spricht die Thatsache, dass bei reichlicher Kohlehydratnahrung der respiratorische Quotient beträchtlich grösser als 1 werden kann, d. h. es müssen Kohlehydrate im Körper reducirt und in Fett umgewandelt werden, wobei Sauerstoff frei wird,

der neben dem eingeathmeten Sauerstoff zur Kohlensäurebildung verwendet werden kann.

3. Die Möglichkeit, dass auch aus Eiweiss Fett im Körper gebildet wird, indem das Eiweiss in einen stickstofffreien und einen stickstoffhaltigen Theil zerfällt, ist zuzugeben, weil einerseits aus Eiweiss Kohlehydrate entstehen können, und andererseits aus Kohlehydraten zweifellos wieder Fett entstehen kann. Die Bildung von Kohlehydraten aus Eiweiss geht hervor aus der Glycogenzunahme bei reiner Eiweisszufuhr und aus der fortgesetzten Zuckerausscheidung bei der schweren Form des Diabetes trotz reiner Eiweissnahrung. Fraglich ist es aber noch, ob im normalen Stoffwechsel Fettbildung aus Eiweiss wirklich vorkommt.

Um Fettbestand zu erzielen, ist die Zufuhr reichlicher Mengen von Fett und Kohlehydraten neben mittleren Gaben Eiweiss am günstigsten.

Die Thatsache, dass die Kohlehydrate als Fett im Organismus abgelagert werden können, darf nicht dahin verstanden werden, als ob alle zugeführten und nicht verbrauchten Kohlehydrate als Fett im Körper abgelagert werden, weil doch auch ein beträchtlicher Theil als Glycogen in der Leber und in den Muskeln aufgespeichert wird.

3. Der Einfluss des Wassers und der Salze.

Der Mensch bedarf täglich etwa 2 ½ l Wasser, die theils schon in den Nahrungsmitteln enthalten sind, theils als Trinkwasser zugeführt werden. Die Steigerung der Trinkwasserzufuhr bewirkt keine Veränderung der Stoffwechselgrösse, sondern nur am ersten Tage eine beträchtliche Zunahme der Stickstoffausfuhr, die aber bloss auf einer besseren Ausspülung der stickstoffhaltigen Endproducte aus dem Körper beruht.

Ebensowenig wird durch vermehrte Kochsalzzufuhr eine Veränderung der Stoffwechselgrösse bewirkt.

4. Einfluss der Genussmittel.

Zufuhr von Alkohol ändert die Stoffwechselgrösse nicht. Der Alkohol wird im Körper gerade so wie die anderen stickstofffreien Nahrungsstoffe und zwar schon kurze Zeit nach seiner Einfuhr im Körper vollständig verbrannt und kann desshalb Kohlehydrate und Fett in der Nahrung vertreten. Da aber der Alkohol ein stark wirkendes Nervengift ist, so kann er nicht als werthvolles Brennmaterial angesehen werden.

Ueber die Wirkung anderer Genussmittel auf den Stoffwechsel sind die Angaben sehr widersprechend.

5. Einfluss des Sauerstoffs.

Willkürliche Verstärkung oder Abschwächung der Athemthätigkeit hat gar keinen Einfluss auf den Stoffwechsel, soweit nicht durch verminderte oder vermehrte Ventilation die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung für wenige Athemzüge etwas verändert wird und nicht die veränderte Thätigkeit der Athemmusculatur allein die Verbrennungsgrösse beeinflusst. Verminderung des Hämoglobingehaltes des Blutes, z. B. durch Blutentziehung bis auf die Hälfte, bewirkt auch keine Veränderung der Stoffwechselgrösse, weil in diesem Falle immer noch durch vermehrte Athem- und Herzthätigkeit und bessere Ausnützung des Oxyhämoglobins der Sauerstoffbedarf des Körpers vollständig gedeckt werden kann. Tritt aber wirklich Mangel an Sauerstoff ein, z. B. bei anhaltender Athemnoth oder bei übermässiger Arbeitsleistung, so nimmt nicht etwa, wie man glauben sollte, die Stoffwechselgrösse ab, sondern im Gegentheil zu. Namentlich kommt es zu einer beträchtlichen Steigerung des Eiweisszerfalls. Die Verbrennung ist in dem Falle eine unvollständige, was sich darin äussert, dass erhebliche Mengen von Milchsäure durch den Harn ausgeschieden werden (siehe S. 37).

Ebenso hat Steigerung oder Verminderung des Luftdrucks innerhalb weiter Grenzen keinen Einfluss auf die Verbrennungsgrösse des Körpers.

II. Einfluss der Leistungen und der Wärmeabgabe auf den Stoffwechsel.

a) Einfluss der Muskelarbeit.

Untersuchungen über die Stoffwechselgrösse des Menschen bei Ruhe und Arbeit haben Folgendes ergeben: die Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme durch die Lungen, mithin die gesammte Verbrennungsgrösse, ist in der Arbeit grösser als bei Ruhe. Während angestrengter Thätigkeit können die Verbrennungsprocesse auf das Vier- bis Fünffache ihres Betrages in der Ruhe gesteigert werden. Der respiratorische Quotient zeigt bei mässiger Arbeit keine Veränderung gegenüber dem der Ruhe, da alsdann Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme im gleichen Maasse steigen. Bei angestrengter Arbeit dagegen kann die Kohlensäureausscheidung stärker steigen, als die Sauerstoffaufnahme, so dass dann der respiratorische Quotient grösser wird.

Der Eiweissumsatz wird für gewöhnlich durch Arbeitsleistung nicht gesteigert. Wenn er nicht gesteigert ist, muss also eine Mehrverbrennung von stickstofffreier Substanz, Kohlehydraten oder Fett

der Arbeitsleistung zu Grunde liegen. Manchmal findet sich jedoch auch Steigerung der Stickstoffausfuhr bei Arbeitsleistung, und das ist immer der Fall bei ausschliesslicher oder vorwiegender Eiweissnahrung. Wenn in gemischter Nahrung hinreichend Fett und Kohlehydrate eingeführt werden, dann tritt keine Vermehrung der Stickstoffausscheidung ein. Der Körper bevorzugt bei der Arbeitsleistung also stickstofffreies Brennmaterial. Es kann allerdings selbst bei gemischter Kost mit reichlicher Zufuhr von Fett und Kohlehydraten zu einer Steigerung des Eiweissverbrauches kommen, nämlich bei ganz erschöpfenden Arbeitsleistungen, was vielleicht darauf beruht, dass durch die angestrengte Arbeit das Muskelgewebe geschädigt wird.

Bei der Arbeitsleistung muss die Menge der zugeführten Nahrung, um den Körper auf seinem Stoffbestande zu erhalten, grösser sein als in der Ruhe. In dem für diesen Fall berechneten rationellen Kostmaass wird gefordert: Eiweiss 130 g, Fett 100 g, Kohlehydrate 500 g. Dass in diesem Kostmaass auch eine grössere Menge Eiweiss gefordert wird, ist dadurch begründet, dass der angestrengt Arbeitende eine stärker entwickelte Musculatur, d. h. einen grösseren Eiweissbestand und damit ein grösseres Eiweissbedürfniss hat als der wenig oder nicht Arbeitende. Zudem bezweckt die richtige Ernährung eines Arbeiters nicht nur ihn auf seinem Stoffbestand zu erhalten, sondern, da die Leistungsfähigkeit abhängig ist von der Grösse seiner Muskelmasse, diese durch Fleischmast zu vermehren.

b) **Einfluss der Verdauungsarbeit.**

Zu den Leistungen des Körpers muss auch der Aufwand an Kraft gerechnet werden, die bei der Verdauung und Resorption verbraucht wird. Man nennt diese Leistung kurz die Verdauungsarbeit, und versteht darunter die Drüsenthätigkeit, Bewegungen des Verdauungsschlauches und die Thätigkeit, die die Epithelzellen des Darmes bei der Aufnahme der Stoffe aus dem Darminhalt und der Abgabe an Blut oder Lymphe entfalten. Es ist vorerst noch nicht möglich, zu entscheiden, wie viel von der Stoffwechselsteigerung bei einem ruhenden Menschen nach Nahrungsaufnahme auf Rechnung der vermehrten Zufuhr von Brennmaterial und wie viel auf Rechnung der Verdauungsarbeit zu setzen ist. Es unterliegt aber keinem Zweifel, dass die Verdauungsarbeit eine beträchtliche Zunahme des Stoffwechsels zur Folge haben kann, ja es wird sogar behauptet, dass der ganze Unterschied zwischen den Stoffwechselgrössen eines nüchternen und eines gefütterten Organismus ganz durch die Verdauungsarbeit bedingt sei. Die Verdauungsarbeit soll aber nicht auf Kosten von

Fett oder Kohlehydraten, sondern vorwiegend auf Kosten der Eiweisskörper geschehen; während der Verdauung nämlich wird am allermeisten Eiweiss zersetzt; gerade zu dieser Zeit ist die Stickstoffausscheidung durch den Harn am grössten.

c) **Einfluss der Wärmeabgabe.**

Der menschliche Körper hat eine von der Aussentemperatur unabhängige Eigenwärme, die er durch ununterbrochene Verbrennungsprocesse auf ihrer Höhe erhält (siehe Kap. XIII). Fortwährend verliert er Wärme, die durch Verbrennung neuer Mengen von Nahrungsstoffen ersetzt werden muss. Die Grösse der Wärmeabgabe des Körpers ist abhängig von der Höhe der Aussentemperatur. Je niedriger diese ist, um so mehr Wärme verliert der Körper und um so grösser muss die Verbrennung sein, um die Körpertemperatur konstant zu erhalten. Die Stoffwechselgrösse nimmt desshalb mit sinkender Aussentemperatur zu, mit steigender ab. Diese Stoffwechseländerung betrifft aber nur die Kohlensäureausscheidung und die Sauerstoffaufnahme, nicht den Stickstoffumsatz, so dass die Zunahme der Wärmebildung auf Kosten der stickstofffreien, die Abnahme der Wärmebildung zu Gunsten dieser erfolgt. Die Zunahme der Stoffwechselgrösse bei vermehrter Wärmeabgabe beruht auf reflectorischer Steigerung der Verbrennungen in den Muskeln, die sich sogar in Muskelcontractionen (Muskelzittern!) äussert.

Wiewohl der menschliche Körper die Fähigkeit hat, sehr grossen Temperaturschwankungen sich anzupassen, so ist diese Fähigkeit doch eine begrenzte. Bei sehr niedriger Temperatur kann der Wärmeverlust grösser werden als die Wärmebildung. Dadurch kommt es zu einem Sinken der Körpertemperatur. Je tiefer die Körpertemperatur sinkt, um so träger verläuft aber der ganze Lebensprocess, um so weniger Wärme wird dann gebildet, bis zuletzt die Verbrennungsprocesse überhaupt aufhören und der Erfrierungstod eintritt. Ist die Aussentemperatur so gross, dass der Körper mehr Wärme bildet, als er abgeben kann, dann steigt die Körpertemperatur. Die Folge davon ist aber eine Steigerung der Intensität der Lebensprocesse, es wird mehr Wärme gebildet und es kommt zuletzt zu einer Ueberhitzung des Körpers, die ebenfalls zum Tode führt. Bei dieser Stoffwechselsteigerung ist auch der Eiweissverbrauch beträchtlich gesteigert.

Innerhalb der Grenzen des Anpassungsvermögens hat demnach niedrige Aussentemperatur Steigen des Stoffwechsels, hohe Aussentemperatur Sinken des Stoffwechsels zur Folge. Ausserhalb dieser

Grenzen ist aber gerade das Umgekehrte der Fall: bei niedriger Temperatur Herabsetzung, bei höherer Temperatur Zunahme des Stoffumsatzes. Im letzteren Falle verhält sich der Mensch gerade so wie die Kaltblüter, bei denen die Grösse des Stoffumsatzes mit der Aussentemperatur steigt oder fällt.

Uebrigens ist zu betonen, dass für die Wärmeregulation des Menschen ausser der reflectorischen Veränderung der Stoffwechselgrösse noch in viel höherem Maasse andere zur Regulation der Wärmeabgabe dienende Vorgänge in Betracht kommen (siehe S. 165).

d) **Einfluss der Sinneserregungen und Geistesthätigkeit.**

Hautreize, starke Lichteindrücke steigern Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme. Desshalb ist auch im Schlafe der respiratorische Stoffumsatz beträchtlich herabgesetzt, wozu noch kommt, dass sämmtliche Muskelbewegungen ausser Herz- und Athemthätigkeit während des Schlafs auf ein Minimum reducirt sind und auch der Muskeltonus, der die Haltung des Körpers bedingt, nachlässt. Der Eiweissumsatz wird durch den Schlaf nicht beeinflusst.

Ein Einfluss der geistigen Arbeit auf den Stoffwechsel konnte bis jetzt nicht sicher festgestellt werden.

III. Einfluss der Körpergrösse, des Alters und Geschlechts auf den Stoffwechsel.

Kleine Individuen haben einen relativ grösseren Stoffverbrauch als grössere, weil die wärmeabgebende Oberfläche im Verhältniss zur wärmeproducirenden Gesammtmasse des Körpers bei kleinen Individuen grösser ist als bei grossen, die ersteren also mehr Wärme produciren müssen, um eine constante Körpertemperatur zu erhalten, als die letzteren. Desshalb ist der Stoffwechsel auch beim Kinde relativ grösser, absolut dagegen kleiner, als beim Erwachsenen (siehe auch S. 101). Im Greisenalter ist der Stoffwechsel kleiner als im mittleren Lebensalter. Wegen der verschiedenen Körpergrösse ist auch der Stoffumsatz beim Weibe kleiner als beim Mann, wesshalb auch das für das Weib aufgestellte Kostmaass eine geringere Nahrungszufuhr fordert als für den Mann. Es werden für die erwachsene, ruhende Frau verlangt: 90 g Eiweiss, 40 g Fett, 350 g Kohlehydrate. Während der Schwangerschaft ist der Stoffumsatz gesteigert. Im Uebrigen hat das Geschlecht an sich keinen Einfluss auf die Stoffwechselgrösse.

---

2. Abschnitt. Der Kraftumsatz und die Kraftauslösung.

Durch die brennbaren organischen Nahrungsstoffe wird dem Körper chemische Spannkraft zugeführt, die bei der physiologischen Verbrennung in lebendige Kraft: Wärme und Muskelbewegung umgesetzt wird.

Die Veranlassung zu diesem Kraftumsatz liegt theils in der lebendigen Substanz selbst, theils aber besteht sie in Reizen, die auf die lebendige Substanz wirken. Diese Reize haben ihren Ursprung entweder im Körper selbst und dienen der Regelung der Beziehungen der einzelnen Organe zu einander, oder sie entstammen der Aussenwelt und vermitteln die Beziehung des Körpers zu seiner Umgebung. Zur Aufnahme der äusseren Reize besitzt der Körper besondere Organe, die Sinnesorgane. Die Erregung wird von den Sinnesorganen durch einen complicirten Reizleitungsapparat, das Nervensystem, den Gebilden zugeleitet, in denen der Kraftumsatz hauptsächlich statt hat, das sind die Muskeln.

Die Lehre vom Kraftumsatz und der Kraftauslösung umfasst demnach folgende Kapitel:

1. Wärmebildung des Körpers.
2. Bewegung (Muskelcontraction).
3. Functionen des Nervensystems.
4. Functionen der Sinnesorgane.

Kapitel XIII. Die Wärmebildung des menschlichen Körpers.

1. Die Wärmeproduction.

Die im thierischen Körper gebildete Wärme entstammt der chemischen Spannkraft der verbrannten Nahrungsstoffe. Durch genaue Untersuchungen ist festgestellt worden, dass im Körper

so viel Wärme gebildet wird, als der bei den Verbrennungsprocessen frei gewordenen chemischen Spannkraft entspricht. Es gilt also das Gesetz der Erhaltung der Kraft auch für den Kraftumsatz des lebendigen Körpers.

Dem Körper kann übrigens Wärme auch zugeführt werden durch Aufnahme von Speisen und Getränken, die wärmer sind als der Körper. Diese Wärmezufuhr ist aber nur von geringem Betrage und kommt überdies nicht regelmässig vor.

Im ruhenden Körper wird die ganze umgesetzte chemische Kraft zu Wärme. Im arbeitenden Körper ist die ganze umgesetzte Kraft gleich der Summe der gebildeten Wärme und der geleisteten äusseren Arbeit.

Die Arbeit des Herzens, der Eingeweidemuskeln, des Athemapparates wird dabei nicht als Arbeit in Rechnung gezogen, weil sie noch im Körper in Wärme übergeführt wird, mithin nicht „äussere" Arbeit ist.

Das Maass der Wärme ist die Calorie, d. i. die Wärmemenge, durch die 1 kg Wasser von 0° auf 1° C. erwärmt wird[1]). Das Maass der Arbeit ist das Kilogrammmeter, d. i. die Arbeit, die geleistet wird, wenn 1 kg 1 m hoch gehoben wird. 1 Calorie ist an Kraftmenge gleich 425 Kilogrammmeter.

Die chemische Kraft einer brennbaren Substanz wird angegeben durch ihre Verbrennungswärme, d. i. die Wärme, die bei vollständiger Verbrennung der Substanz frei wird. Es beträgt z. B. die Verbrennungswärme von 1 g

Wasserstoff	rund	34,0	Calorien
Kohlenstoff	„	8,0	„
Fett	„	9,5	„
Zucker	„	3,7	„
Stärke	„	4,5	„
Eiweiss	„	6,0	„

Eiweiss verbrennt im Körper nicht vollständig, denn der aus ihm gebildete Harnstoff ist noch brennbar. Zieht man die Verbrennungswärme des gebildeten Harnstoffs von der des Eiweiss ab, so bleiben für 1 g Eiweiss rund 5,0 Calorien.

Es beträgt bei gemischter Kost des Menschen die physiologisch verwerthbare wärmebildende Kraft für:

1 g Eiweiss: 4,1 Cal., 1 g Fett: 9,3 Cal., 1 g Kohlehydrat: 4,1 Cal.

Hinsichtlich der Wärmebildung sind demnach für den Organismus gleichwerthig oder isodynam:

2,3 g Eiweiss (oder Leim) = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrate.

Kennt man die Grösse des Stoffumsatzes, so lässt sich aus der Verbrennungswärme der verbrannten Stoffe die Menge der gebildeten Wärme (einschliesslich etwaiger äusserer Arbeit) berechnen. Umgekehrt kann man durch Bestimmung der gebildeten Wärmemenge

[1]) Manche Autoren nennen diese Wärmemenge auch die grosse Calorie im Gegensatz zur kleinen Calorie, die 1 g Wasser von 0° auf 1° C. erwärmt.

(einschliesslich etwaiger Arbeit) über die Grösse des Stoffumsatzes Aufschluss erhalten; freilich giebt die Bestimmung der Wärmeproduction nicht über den Verbrauch der einzelnen Nahrungsstoffe Aufschluss.

Die Wärmeproduction wird durch Calorimeter gemessen: Der Körper befindet sich in einem Blechkasten; die von ihm an den Kasten abgegebene Wärme wird von diesem weiter abgegeben an eine Wasserhülle, die den Kasten umgiebt. Die zur Respiration nöthige Luft wird durch Röhren zu- und abgeleitet. Die abgeleitete Luft geht durch ein Schlangenrohr, das durch die erwähnte Wasserhülle führt und seine Wärme an das Wasser ebenfalls abgiebt. Aus der Temperaturerhöhung des Wassers ist die vom Körper abgegebene Wärme zu berechnen. Diese Wärme ist gleich der vom Körper gebildeten, wenn die Körpertemperatur zu Anfang und zu Ende des Versuchs die gleiche ist.

Der ruhende erwachsene Mensch producirt in 24 Stunden rund 2400 Cal., in 1 Stunde 100 Cal.; auf 1 kg des Körpers entfällt in 24 Stunden eine Production von rund 34 Cal.

Die Grösse der Wärmeproduction muss von denselben Einflüssen abhängig sein, wie die Grösse des Gesammtstoffwechsels. Auch Arbeitsleistung steigert die Wärmeproduction, denn das Mehr an Kraft, das bei Arbeit im Vergleich zur Ruhe umgesetzt wird, kann nur zum Theil zur Leistung äusserer Arbeit verwendet werden, der Rest wird zu Wärme. Vom arbeitenden Körper wird im günstigsten Falle nur etwa ein Viertel der ganzen umgesetzten Kraft in mechanische Arbeit verwandelt, die übrigen drei Viertel werden zu Wärme. Der erwachsene Mann producirt bei angestrengter Arbeit in 24 Stunden auf 1 kg seines Körpergewichts eine Wärmemenge, die einschliesslich der äusseren Arbeit rund 55 Cal. beträgt.

2. Wärmeabgabe des Körpers.

Der Körper verliert fortwährend Wärme und zwar:

1. durch Strahlung und Leitung von der Körperoberfläche an die umgebende Luft, die in der Regel kälter ist als der Körper;

2. durch Verdunsten des Wassers von der Hautoberfläche, besonders bei Schweisssecretion, wodurch der Körper noch erheblich Wärme abgeben kann, selbst wenn er sich in einem Medium von höherer Temperatur als Körpertemperatur befindet;

3. durch die Ausathmung der körperwarmen und mit Wasserdämpfen gesättigten Exspirationsluft. Der Wasserdampf kommt in die Exspirationsluft durch Wasserverdunstung an der Schleimhautoberfläche der Luftwege;

4. durch Entleerung der körperwarmen Ausscheidungen (Harn, Koth).

Von der gesammten abgegebenen Wärme entfallen rund 80 % auf Strahlung, Leitung und Verdunstung des Wassers von der Hautoberfläche, 15 % auf die Wasserverdunstung von der Schleimhaut der Luftwege, der Rest zur Hälfte auf die Exspirationsluft, zur Hälfte auf die Excrete.

Der Antheil, der auf die einzelnen Arten von Wärmeabgabe entfällt, ist übrigens unter verschiedenen Bedingungen verschieden gross. Die Wärmeabgabe durch Leitung von der Hautoberfläche und durch Erwärmen der eingeathmeten Luft ist um so grösser, je niedriger die Lufttemperatur ist; die Wärmeabgabe durch Verdunstung wird um so grösser, je weniger Feuchtigkeit die Atmosphäre enthält, und je stärker die Schweisssecretion ist. Die Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft hängt auch von der Zahl und Tiefe der Athemzüge ab.

3. Die Körpertemperatur.

Der Mensch gehört zu den warmblütigen (gleichwarmen, homoiothermen) Thieren, deren Körpertemperatur, abgesehen von sehr geringen Schwankungen, constant ist. Die Körpertemperatur des Menschen beträgt 36,5—37,5 ° C.

Die Körpertemperatur wird gemessen durch Einführen von Thermometern in den Mastdarm, die Scheide, die Mundhöhle oder die durch passende Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle.

Aus den Geweben, wo die Wärme gebildet wird, gelangt sie ins Blut und mit diesem zur Haut, von der sie nach aussen abgegeben wird. Daher ist die Temperatur der Gewebe etwas höher, die der Haut niedriger, als die des Blutes.

Die Körpertemperatur zeigt einige regelmässige geringe Schwankungen; sie ist kurz nach Mitternacht am geringsten (36,5 °), Nachmittags am grössten (37,5 °), steigt etwas nach Nahrungsaufnahme und bei Muskelarbeit.

Säugethiere haben ungefähr dieselbe Körpertemperatur wie der Mensch, bei Vögeln ist sie höher (40—45 °). Die Körpertemperatur der kaltblütigen (wechselwarmen, poikilothermen) Thiere ist wenige Grad (1—4 °) höher als die des Mediums (vorausgesetzt, dass sie nicht unmittelbar vor der Messung in einem wärmeren oder kälteren Medium sich befanden). Säugethiere, die in Winterschlaf verfallen, verhalten sich während des Winterschlafes hinsichtlich ihrer Temperatur, wie Kaltblüter.

4. Die Wärmeregulation.

Die Körpertemperatur bleibt constant, wenn die Wärmeproduction (plus der etwaigen Wärmeaufnahme durch erwärmte Speisen) immer gleich der Wärmeabgabe ist. Treten Veränderungen in der

Wärmeproduction (z. B. bei Muskelarbeit) oder Wärmeabgabe (z. B. bei heissem oder kaltem Wetter) ein, so müssen durch die Wärmeregulation Production und Abgabe wieder gleich gemacht werden, damit die Körpertemperatur constant bleibt.

Die Wärmeregulation geschieht durch Vermittlung des Nervensystems in noch wenig bekannter Weise.

Von einigen Autoren ist angegeben worden, dass im Centralnervensystem gewisse Centren liegen sollen (Wärmecentren), von denen aus die an der Wärmeregulation betheiligten Mechanismen beherrscht werden. Jedoch sind die Angaben über diese Centren und ihre Wirkungsart noch unsicher.

Durch die Wärmeregulation kann sowohl die Grösse der Wärmeproduction, als auch die der Wärmeabgabe verändert werden.

Veränderung der Wärmeproduction erfolgt, wenn die Wärmeabgabe des Körpers durch Temperaturänderung des umgebenden Mediums verändert wird. Bei kaltem Wetter wird die Wärmeproduction gesteigert. Die Verbrennungen in den Muskeln werden in der Kälte so gesteigert, dass unwillkürlich Muskelcontraction eintritt (Zähneklappern, Muskelzittern).

Bei kleinen Thieren ist das Verhältniss der wärmeabgebenden Körperoberfläche zur wärmeproducirenden Körpermasse grösser als bei grossen Thieren. Daher müssen kleine Thiere mehr Wärme pro Körperkilogramm produciren, als grosse, um eine bestimmte Temperatur zu behalten. Der erwachsene ruhende Mensch producirt z. B. pro Stunde und Kilogramm des Körpers 1,4 Cal., das Kind im vierten Lebensjahr etwa 2,5 Cal., das Kaninchen 5,6 Cal.

Veränderung der Wärmeabgabe erfolgt durch:

1. Vermehrung oder Verminderung der Blutzufuhr zur Haut, wodurch die Wärmezufuhr zur wärmeabgebenden Körperoberfläche vergrössert oder verkleinert wird. Der Blutzufluss zur Haut wird gesteigert durch Erweiterung der Hautgefässe und grössere Frequenz der Herzschläge, vermindert durch Verengerung der Hautgefässe und geringere Pulsfrequenz.

2. Secretion von Schweiss, der durch Verdunsten dem Körper Wärme entzieht.

3. Steigerung oder Verminderung der Frequenz und Tiefe der Athemzüge, wodurch eine grössere oder geringere Wärmeabgabe an die Exspirationsluft bewirkt wird.

Erweiterung der Hautgefässe, Schweisssecretion, gesteigerte Athem- und Pulsfrequenz erfolgt z. B. bei Muskelarbeit (d. i. bei gesteigerter Wärmeproduction) oder bei hoher Aussentemperatur (heissem Wetter), Verengerung der Hautgefässe erfolgt bei geringer Aussentemperatur (kaltem Wetter).

Willkürlich reguliren wir die Wärmeabgabe durch Heizung, Kleidung, Haltung des Körpers (Zusammenkauern!), Aufnahme kalter oder warmer Getränke, die Wärmeproduction durch willkürliche Muskelthätigkeit.

Die Erhaltung der Körpertemperatur durch die Wärmeregulation ist jedoch beschränkt. Die Wärmeregulation versagt, wenn die Temperatur der Umgebung zu hoch oder zu niedrig ist, so dass die Veränderung der Wärmeproduction und Wärmeabgabe nicht mehr genügt, um ein Steigen oder Sinken der Körpertemperatur zu verhindern. Bei sehr starker Abkühlung tritt überdies eine Störung der Wärmeregulation ein, dadurch dass die Kälte lähmend auf die Gefässmusculatur wirkt, mithin die Hautgefässe sich abnorm erweitern. Wenn die Wärmeregulation versagt und die Körpertemperatur unter 19° sinkt oder über 42° steigt, so tritt der Tod ein.

Im Fieber ist die Wärmeregulation gestört, die Wärmeproduction gesteigert, die Körpertemperatur abnorm hoch.

Bei Kaltblütern ist innerhalb gewisser Grenzen die Wärmeproduction um so grösser, je höher die Temperatur des Mediums ist, weil hier die Intensität der Verbrennungsprocesse im Körper mit steigender Temperatur zunimmt.

Kapitel XIV. **Allgemeine Muskelphysiologie.**

Die activen Bewegungen des Körpers werden bewirkt durch das Muskelgewebe, dessen Fasern sich in ihrer Längsrichtung verkürzen (Contraction) und durch Bewegung der mit ihnen verbundenen Theile (Knochen) Arbeit leisten.

Die Physiologie der Bewegungen wird eingetheilt in:

1. Allgemeine Muskelphysiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen Eigenschaften der Muskeln.

2. Specielle Bewegungslehre, d. i. die Lehre von den Functionen der Muskeln des Körpers im Einzelnen.

Anatomische Vorbemerkung. Der quergestreifte Muskel ist zusammengesetzt aus 0,01—0,06 mm dicken, bis zu 12 cm langen Muskelfasern, die von Bindegewebe (Perimysium internum und externum) umhüllt und zusammengehalten werden. In der bindegewebigen Hülle verlaufen Gefässe und Nerven. Die Muskelfaser ist ein Bündel parallel gelagerter Fibrillen mit einer protoplasmatischen Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma, das umgeben ist von einem structurlosen Schlauche, dem Sarkolemm. Dicht unter dem Sarkolemm befinden sich die Muskelkörperchen, spindelige Protoplasmakörper mit einem Kern.

Der glatte Muskel besteht aus hüllenlosen, bis 0,02 mm dicken, 0,5 mm langen, faserförmigen Zellen mit stäbchenförmigem Kern in der Mitte. In den glatten Muskelfasern lassen sich oft auch Fibrillen und Sarkoplasma erkennen.

Die Fibrillen, die die contractilen Theile zu enthalten scheinen, sind bei glatten Muskeln in ihrer ganzen Länge doppeltlichtbrechend (anisotrop); bei quergestreiften sind sie aus abwechselnd einfach- (isotropen) und doppeltbrechenden Theilen zusammengesetzt. Das quergestreifte Aussehen des Muskels ist bedingt durch die abwechselnde Aufeinanderfolge der Theile, die für Licht verschieden durchlässig sind.

In der Mitte jeder isotropen (hellen) Querscheibe findet sich beim quergestreiften Muskel ein schmaler dunkler Streifen, die Zwischenscheibe; zu beiden Seiten dieser noch je ein dunkler Streifen, die Nebenscheibe. In der Mitte der anisotropen (dunklen) Querscheibe findet sich eine schmale hellere Scheibe, die Mittelscheibe. Die physiologische Bedeutung dieser Gebilde ist unbekannt.

Durch Doppelbrechung, die bei vielen Kristallen (Doppelspath) vorkommt, wird ein einfacher Lichtstrahl in zwei Strahlen zerlegt. Die doppeltbrechende Muskelsubstanz hat eine optische Achse in der Längsrichtung der Fasern, in der das Licht bloss einfach gebrochen wird.

Die Beziehung der Doppelbrechung der Muskelfibrillen zur Contractilität ist noch unbekannt.

Die motorischen Nervenfasern treten in Verbindung mit den Muskelfasern, indem ihr Achsencylinder übergeht in eine abgeplattete Verästelung (Nervenendhügel, Nervenendplatte, Nervengeweih), die der Muskelfaser aufliegt.

Die quergestreiften Muskeln sind fast alle willkürlich zu erregen (Ausnahme: Herzmuskel). Die Erregung der meisten glatten Muskeln unterliegt nicht unserem Willen (Ausnahme: der Accommodationsmuskel des Auges oder Musculus ciliaris).

Die Muskelcontraction erfolgt, wenn der Muskel durch Reize erregt wird. Im erregten Muskel ist die physiologische Verbrennung erheblich gesteigert; dabei wird Kraft frei, welche die Contraction und dadurch die Arbeitsleistung bewirkt. Die Art, wie die chemische Spannkraft in mechanische Arbeit umgewandelt wird, ist noch unbekannt.

§ 1. Der unerregte oder ruhende Muskel.

1. Chemische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

a) Zusammensetzung des Muskels.

Die Reaction des ruhenden Muskels ist neutral oder schwach alkalisch. Der Muskel enthält rund 75 % Wasser, 25 % feste Bestandtheile. Der grösste Theil der festen Bestandtheile sind Eiweisskörper, rund 20 %.

Zerkleinert man frische gefrorene Muskeln und filtrirt nach dem Aufthauen bei etwa 3°, so erhält man eine trübe, neutral oder schwach alkalisch reagirende Flüssigkeit, den flüssigen Faserinhalt oder das Muskelplasma. Dasselbe gerinnt von selbst bei höherer Temperatur und zwar um so schneller, je höher die Temperatur ist. Die Gerinnung beruht auf der Ausscheidung eines unlöslichen Eiweisskörpers, des Myosins, das durch eine Fermentwirkung aus

einem löslichen Eiweisskörper des Muskelplasma, dem Myosinogen, entsteht. Das Myosin bildet etwa 20 % der Eiweisskörper des Muskels. Myosingerinnung tritt auch bei der Todtenstarre des Muskels auf.

Die Lösung, die nach Abscheidung des Myosins vom Muskelplasma übrig bleibt, heisst Muskelserum. Es reagirt sauer und enthält die übrigen 80 % des Muskeleiweiss. Dieser Rest besteht zum grössten Theil aus einem globulinartigen Eiweissstoff, Myogen genannt.

Ferner enthält der Muskel noch folgende festen Bestandtheile, die zum Theil im Plasma gelöst, zum Theil ungelöst vorkommen:

Ungelöste Eiweisskörper von unbekannter Natur;

Leimgebende Substanzen;

Die nucleïnartige Phosphorfleischsäure, die bei der Spaltung neben Phosphorsäure, einem zuckerartigen Product und Milchsäure, noch eine zu den Peptonen gehörige Substanz, die Fleischsäure liefert:

Kohlehydrate, hauptsächlich Glycogen — dasselbe findet sich zwischen den Muskelfibrillen abgelagert —, Traubenzucker in geringen wechselnden Mengen, Inosit;

Stickstoffhaltige Stoffwechselproducte, hauptsächlich Kreatin und Xanthinbasen;

Fleischmilchsäure;

Fette, die vorwiegend im intermusculären Bindegewebe abgelagert sind und in Mengen vorkommen, die je nach dem Mästungszustande wechseln;

Salze, besonders Kaliumphosphat.

Neben den genannten Stoffen enthält der Muskel einen Farbstoff, der Muskelhämoglobin genannt wird und der mit dem Hämoglobin des Blutes identisch ist, aber nicht von diesem abstammt, denn auch Thiere, die kein Hämoglobin im Blute haben, besitzen diesen Farbstoff in ihren Muskeln.

Von Gasen enthält der Muskel Kohlensäure, dagegen lässt sich freier Sauerstoff im Muskel nicht nachweisen.

b) Chemische Vorgänge im ruhenden Muskel.

Die physiologischen Verbrennungen im ruhenden Muskel äussern sich in beständiger Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, erkennbar daran, dass das arterielle Blut im Muskel venös wird.

2. Mechanische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

Der Muskel ist in der Längsrichtung seiner Fasern dehnbar. Bei Dehnung nimmt seine Länge zu, die Dicke ab, das Volum ändert sich nicht.

Die Verlängerung durch Dehnung ist nicht proportional dem dehnenden Gewicht, sondern ein und derselbe Belastungszuwachs bringt um so geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel schon belastet ist. Die Dehnungscurve, d. i. die Curve, deren Abscissen die dehnenden Lasten, deren Ordinaten die Längen des Muskels angeben, ist daher keine Gerade, sondern annähernd eine Hyperbel (siehe S. 174).

Die Muskeln sind im Körper etwas über ihre natürliche Länge gedehnt, denn sie verkürzen sich bei Durchschneidung um ein Geringes; es geht desshalb bei Beginn der Muskelcontraction weniger Zeit und Kraft zur Anspannung des Muskels verloren.

§ 2. Der erregte oder thätige Muskel.

1. Chemische Vorgänge im erregten Muskel.

Im erregten Muskel sind die Verbrennungsprocesse enorm gesteigert. Bei anstrengender Thätigkeit wird vom Körper 4—5 mal so viel Sauerstoff aufgenommen und Kohlensäure abgegeben als in Ruhe. Es wird mehr Fett oder Kohlehydrate, nicht mehr Eiweiss verbrannt, wenn Fett oder Kohlehydrate in ausreichender Menge vorhanden sind. Nur bei Mangel an Fett oder Kohlehydraten kann die Muskelarbeit auch durch Mehrverbrennung von Eiweiss geleistet werden. Das geht hervor aus Bestimmungen des Gesammtstoffwechsels bei Ruhe und Arbeit des Körpers. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung sind immer enorm gesteigert durch Muskelarbeit, die Stickstoffausscheidung ist nur dann gesteigert, wenn in der Nahrung nicht hinreichend stickstofffreie Substanzen zur Deckung der Muskelarbeit eingeführt werden, z. B. bei reiner Eiweisskost.

Der respiratorische Quotient verändert sich durch Muskelarbeit nicht, wenn die Arbeit nicht zur Ermüdung des Muskels führt; er wird vergrössert bei ermüdender Arbeit.

Der Glycogengehalt sowohl der Muskeln als auch der Leber nimmt bei arbeitenden Thieren ab. Auch ein Verlust von Körperfett kann durch Muskelarbeit erzielt werden.

Der thätige Muskel reagirt sauer. Der Gehalt des Muskels an Fleischmilchsäure nimmt bei der Erregung zu.

Ausgeschnittene Froschmuskeln können in sauerstofffreier Atmosphäre Arbeit leisten, obwohl in ihnen selbst keine Spur freien Sauerstoffs nachweisbar ist; sie enthalten also einen Vorrath von Sauerstoff in chemischer Bindung in sich aufgespeichert, von dem im Bedarfsfalle gezehrt werden kann.

Warmblütermuskeln enthalten höchstens einen geringen Vorrath von Sauerstoff aufgespeichert, denn ausgeschnittene Warmblütermuskeln verlieren selbst bei Körpertemperatur nach kurzer Zeit ihre Erregbarkeit.

Der Gehalt des Muskels an durch Wasser extrahirbaren Stoffen nimmt bei Thätigkeit ab, an durch Alkohol extrahirbaren zu. Ueberdies soll der Gehalt des Muskels an Phosphorfleischsäure bei Thätigkeit abnehmen.

2. Aeusserungen des Kraftumsatzes im erregten Muskel.

Der Kraftumsatz äussert sich in bestimmten mechanischen, thermischen und elektrischen Veränderungen des Muskels.

A. Mechanische Veränderungen des erregten Muskels.

a) Die Contraction.

Der erregte Muskel verkürzt sich in seiner Längsrichtung, wird dicker in querer Richtung, sein Volum ändert sich nicht.

Sowohl die anisotropen als die isotropen Schichten des quergestreiften Muskels zeigen gleichsinnige Gestaltveränderung, wie der ganze Muskel. Dabei nimmt das Volum der anisotropen Theile etwas zu, das der isotropen etwas ab, was durch Wasserübertritt aus den isotropen in die anisotropen erklärt wird. Ausserdem vermindert sich der Helligkeitsunterschied beider Substanzen.

Die Zuckung. Wird der Muskel von einem einzigen kurz einwirkenden Reiz (etwa einem elektrischen Inductionsstrom) getroffen, so zieht er sich danach schnell zusammen und verlängert sich gleich darauf wieder. Man bezeichnet diesen Vorgang als Zuckung.

Der zeitliche Verlauf der Zuckung wird untersucht mit der graphischen Methode. Der Muskel wird verknüpft mit einem Schreibhebel, den er bei seiner Contraction bewegt und der seine Bewegung aufschreibt auf eine an ihm vorbei bewegte Schreibfläche. Die Vorrichtung zur graphischen Registrirung der Muskelcontraction heisst Myographion.

Isotonische Zuckung nennt man eine Zuckung, während der die Spannung des Muskels constant bleibt. Die isotonische Zuckungscurve giebt den Verlauf der Verkürzung bei constant bleibender Spannung an. Um eine isotonische Zuckungscurve zu erhalten, muss man einen Zeichenhebel verwenden, der möglichst wenig durch die Contraction des Muskels geschleudert wird. Man nimmt dazu einen leichten Schilfhebel, hängt eine etwaige Last möglichst nahe der Achse an und lässt den Muskel weit entfernt von der Achse angreifen. Wenn der Muskel unter normalen physiologischen Bedingungen arbeitet, so contrahirt er sich übrigens niemals isotonisch, sondern immer mit Spannungsänderungen.

Isometrische Zuckung nennt man eine Zuckung, bei der die Verkürzung des Muskels vollständig gehindert wird, so dass er Spannung entwickelt, ohne sich zu verkürzen. Der Verlauf der Spannungsänderung bei isometrischer Zuckung wird registrirt mit den sogenannten Spannungszeichnern.

Vom Momente der Einwirkung des Reizes bis zum Beginn der Contraction vergeht eine merkliche Zeit, das Stadium der latenten Reizung. Die Verkürzung erfolgt nun zuerst mit zunehmender, dann

mit abnehmender Geschwindigkeit bis zu einem Maximum. Dann verlängert sich der Muskel wieder, zuerst schneller, nachher langsamer, bis er seine Ruhelänge wieder erreicht hat. Oft bleibt nach der Zuckung allerdings noch ein geringer Verkürzungsrückstand zurück, besonders wenn die Belastung des Muskels gering ist (siehe Fig. 11).

Das Stadium der latenten Reizung beträgt beim zimmerwarmen Skeletmuskel des Frosches etwa 0,01 Sec., beim Menschen 0,004 bis 0,01 Sec., bei glatten Muskeln 0,4—0,8 Sec.

Die Dauer der Zuckung beträgt beim zimmerwarmen Froschskeletmuskel etwa 0,1—0,15 Sec., beim Menschen weniger, beim

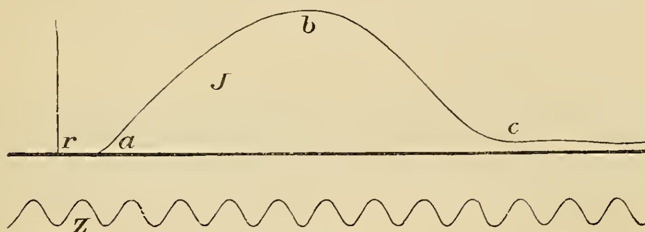


Fig. 11.
Isotonische Zuckungscurve eines Froschmuskels.
J: Zuckungscurve. r: Zeitmoment, in dem die Reizung erfolgte. r bis a: Stadium der latenten Reizung. a bis b: Stadium der steigenden Energie. b bis c: Stadium der sinkenden Energie. Z: Curve, die von einer schwingenden Stimmgabel gezeichnet wurde, um die Zeit zu registriren; jede Schwingung entspricht einer Zeit von 0,01 Sec.

glatten Muskel 1—3 Minuten. Verschiedene quergestreifte Muskeln desselben Thieres zucken verschieden schnell, z. B. beim Frosch der Gastrocnemius schneller als der Hyoglossus. Manche Thiere, z. B. Kaninchen, Vögel, haben langsam zuckende quergestreifte Muskeln, die roth aussehen und sarcoplasmaarm sind, und rascher zuckende, die blass aussehen und sarcoplasmareich sind.

Die Grösse der Verkürzung (Hubhöhe) beträgt bei der maximalen Zuckung des Froschskeletmuskels etwa $^1/_5$ der Faserlänge.

Einflüsse auf die Zuckung.

1. Die Temperatur. Innerhalb Temperaturen von etwa — 4° bis + 40° C. sind Zuckungsdauer und Latenzstadium um so kleiner, je höher die Temperatur ist. Auch die Hubhöhe ändert sich mit der Temperatur, sie ist aber nicht einfach um so grösser, je höher die Temperatur ist, sondern sie kann beim belasteten kalten Muskel sogar grösser sein als beim warmen.

2. Die Belastung. Die Hubhöhe ist im Allgemeinen um so

geringer, je grösser die am Muskel hängende Last ist; indess ist auch oft zu beobachten, dass die Hubhöhe des ganz unbelasteten Muskels etwas geringer ist als die des mässig belasteten.

3. Die Ermüdung. Wenn ein Muskel viele Zuckungen nacheinander ausführt, nehmen die Zuckungsdauer und das Latenzstadium zu; die Hubhöhe nimmt bei den ersten Zuckungen auch um ein Geringes zu, nachher stetig ab.

Ueber den Einfluss der Reizstärke auf die Zuckung siehe S. 178.

Contractionswelle. Reizt man eine beschränkte Stelle des Muskels, so zuckt doch der ganze Muskel. Die Contraction pflanzt sich vom Reizorte aus einer Welle ähnlich nach beiden Richtungen durch die Faser mit messbarer Geschwindigkeit fort. Bei Nervenreizung geht die Contractionswelle vom Eintrittsorte des Nerven aus durch die Faser.

Man misst die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle, indem man für zwei vom Reizort verschieden weit entfernte Stellen des Muskels den Zeitpunct des Beginns der Verdickung mit Hülfe von aufgelegten leichten Schreibhebeln bestimmt. Die Verdickung beginnt an beiden Stellen zu verschiedenen Zeiten. In der Zeit, die zwischen beiden Zeitpuncten verstreicht, geht die Contractionswelle durch das Stück Muskel zwischen beiden Stellen.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle beträgt für den zimmerwarmen Froschskeletmuskel 3 m in der Secunde; für den Kaninchenmuskel wird sie zu 4—5 m, für den Menschenmuskel zu 10—15 m angegeben. In glatten Muskeln beträgt sie 10—15 mm in der Secunde. Sie wird vermindert durch Abkühlung und Ermüdung. Die Dauer der Contractionswelle in einem Faserquerschnitt ist natürlich kleiner als die Zuckungsdauer des ganzen Muskels, sie beträgt beim Froschmuskel etwa 0,05—0,09 Sec. Die Länge der Contractionswelle berechnet sich für den Froschmuskel zu 200—380 mm.

Beim quergestreiften Muskel mit Ausnahme des Herzens geht die Contraction nie von einer Faser auf die andere über, wohl aber beim glatten.

Summation der Zuckungen. Tetanus. Treffen mehrere Einzelreize einen Muskel so schnell nach einander, dass das Reizintervall kürzer ist als die Zuckungsdauer, so summiren sich die von den einzelnen Zuckungen herrührenden Verkürzungen. Der Verkürzungszuwachs, den jeder folgende Reiz hinzufügt, ist dabei aber kleiner, als der vom vorhergehenden Reiz bewirkte. Schliesslich wird eine Grenze der Verkürzung erreicht, die bei weiter folgender Reizung nicht überschritten wird. Bei hinreichend kleinem Reizintervall

entsteht so durch Summation von Zuckungen eine Dauerverkürzung, die man Tetanus nennt. Der Tetanus des zimmerwarmen Froschmuskels kommt zu Stande, wenn etwa 20 Reize in der Secunde den Muskel treffen.

Beim unbelasteten Muskel kann die tetanische Hubhöhe bis zu 80 % der Faserlänge betragen, beim belasteten ist sie um so kleiner, je grösser die Belastung ist.

Der Herzmuskel kann nicht tetanisirt werden (siehe S. 55).

Die natürliche willkürliche Muskelcontraction ist auch tetanischer Art. Das ist zu erkennen an den Schwankungen der Verkürzung, die ein willkürlich contrahirter Muskel oft zeigt und die man durch graphische Registrirung der Verdickung des Muskels zur Anschauung bringen kann. Es ergeben sich etwa 8—12 Oscillationen in einer Secunde.

Muskelton. Von künstlich gereizten Muskeln, die durch einen Schallleiter mit dem Ohr verbunden werden, hört man einen Ton, dessen Schwingungszahl der Zahl der Reize entspricht. Auch von willkürlich gereizten Muskeln ist ein Ton (von der Schwingungszahl 19 in der Secunde) zu hören; es ist aber noch fraglich, ob dieser Ton durch die oscillatorische Erregung der Muskeln bei willkürlicher Contraction bedingt ist, denn auch bei Einzelzuckungen kann man Töne hören (siehe erster Herzton S. 55).

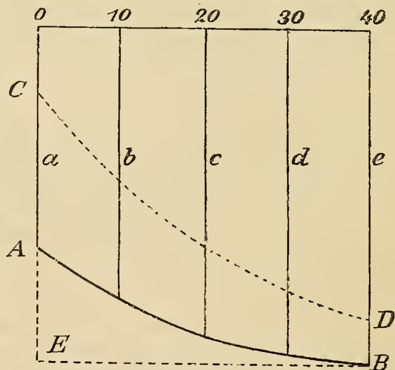


Fig. 12.
Schematische Darstellung der Dehnungscurve des ruhenden und thätigen Muskels. Es ist a die Länge des unbelasteten ruhenden Muskels, b die Länge bei 10 g Last, c bei 20 g Last u. s. f. Die Curve AB, die die unteren Enden der Längen verbindet, ist die Dehnungscurve des ruhenden Muskels. Entsprechend ergiebt sich die Dehnungscurve CD des tetanisirten Muskels.

Dehnbarkeit des tetanisirten Muskels. Der tetanisirte Muskel ist dehnbarer als der ruhende; seine Dehnungscurve, die wie die des ruhenden die Form einer Hyperbel hat, verläuft daher steiler als die des ruhenden (Fig. 12).

Dauercontraction von nicht tetanischer Natur. Bei Einwirkung von Dauerreizen auf den Muskel (z. B. Reizung mit Ammoniak, Durchleitung eines constanten Stromes) tritt eine Dauercontraction ein, von der nicht nachzuweisen ist, dass sie durch Verschmelzen von Zuckungen entsteht.

b) **Die Arbeitsleistung des erregten Muskels.**

Die Arbeitsleistung ist das Product des gehobenen Gewichts mal der Hubhöhe.

Die Hubhöhe ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional der Faserlänge.

Die Kraft, mit der das Gewicht gehoben wird, ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional dem Querschnitt des Muskels. Bei Muskeln, deren Fasern schräg zur Längsrichtung des Muskels gerichtet sind, muss der sogenannte physiologische Querschnitt, d. h. der Querschnitt aller Fasern in Rechnung gezogen werden.

Die absolute Kraft des Muskels ist die Spannung, die der maximal tetanisirte, aber an seiner Verkürzung vollständig gehemmte Muskel entwickelt und diese ist gleich dem Gewicht, das den maximal tetanisch verkürzten Muskel gerade bis zu seiner Ruhelänge dehnt. Die absolute Kraft beträgt für den quergestreiften Froschmuskel 3 kg, für den menschlichen Skeletmuskel 10 kg auf 1 qcm Querschnitt.

Die Arbeitsleistung des tetanisirten Muskels ist Null, wenn das belastende Gewicht gleich Null ist, und wenn das belastende Gewicht so gross wird, dass der Muskel es nicht mehr heben kann. Bei Belastungen zwischen Null und dem nicht mehr zu hebenden Gewicht wird Arbeit geleistet und zwar nimmt die Grösse der Arbeitsleistung mit der Belastung zunächst zu bis zu einem gewissen Maximum, dann wieder ab.

Die Erhebung des belastenden Gewichts um den Betrag der Verkürzung des Muskels ist übrigens nicht die grösstmögliche Arbeit, die der Muskel leisten kann. Mehr Arbeit leistet der Muskel dann,

1. wenn das Gewicht nicht gehoben, sondern in die Höhe geworfen wird, es kann dann höher steigen, als der Verkürzung des Muskels entspricht;

2. wenn man den contrahirten Muskel, nachdem er die angehängte Last gehoben hat, allmählich entlastet. Er verkürzt sich dann weiter und leistet neue Arbeit durch Erheben der verminderten Last.

Manche Muskeln des Menschen arbeiten vermöge der Gelenkeinrichtungen nach dem vortheilhaften Princip der Entlastung.

Ausser der eigentlichen Arbeitsleistung kommt den Muskeln auch unter Umständen die wichtige Function zu, gehobene Gewichte, sowie die einzelnen Körpertheile gegeneinander zu halten, was auch unter Kraftaufwand und Anspannung der Muskeln geschieht.

Ein erwachsener Mann kann bei 8 Stunden Thätigkeit täglich eine Arbeit von etwa 300,000 Kilogrammmeter leisten.

B. Wärmebildung des erregten Muskels.

Von der im erregten Muskel umgesetzten Kraft wird höchstens

ein Viertel zur Arbeitsleistung verwendet, der Rest wird zu Wärme.

Der Muskel hat einen viel grösseren mechanischen Nutzeffect als Dampfmaschinen; denn bei den bestconstruirten Dampfmaschinen beträgt dieser höchstens ein Zehntel der durch Verbrennen der Kohle frei gewordenen Kraft.

Die gesammte umgesetzte Kraft tritt als Wärme im erregten Muskel auf, wenn er keine äussere Arbeit geleistet hat; in diesem Falle kann man also durch Bestimmung der Erwärmung des erregten Muskels den gesammten Kraftumsatz messen. Wenn beim Tetanus nach Erhebung des Gewichtes letzteres auf der Höhe gehalten wird, so leistet der Muskel hierbei keine weitere Arbeit, und in Folge dessen wird die gesammte weiter umgesetzte Kraft zu Wärme.

Um den Muskelact so zu leiten, dass der Muskel schliesslich keine Arbeit geleistet hat, lässt man das gehobene Gewicht am Muskel hängen und bei der Wiederverlängerung wieder herabsinken. Die Messung der Muskelwärme geschieht bei ausgeschnittenen Froschmuskeln nach thermoelektrischer Methode mit Hülfe sehr feiner Thermosäulen. Beim Menschen kann die Erwärmung erregter Muskeln sogar direct nachgewiesen werden durch feine Thermometer, die man der Haut über den Muskeln auflegt.

Der Froschskeletmuskel zeigt bei Einzelzuckung eine Temperaturzunahme von 0,001—0,005 ° C., bei Tetanus mehr. Die Wärmemenge, die die Zuckung von 1 g Froschmuskel liefert, beträgt etwa drei Microcalorien (d. i. eine Wärmemenge, die 3 mg Wasser von 0° auf 1° erhöht), sie wird frei bei Verbrennung von 0,0000008 g Kohlehydrat.

Von Einflüssen auf die Wärmeentwicklung in Froschmuskeln sind bekannt:

1. Temperatur. Die Wärmeentwicklung ist bei gleicher Reizstärke um so grösser, je höher die Temperatur (innerhalb der für die Erregbarkeit des Muskels unschädlichen Temperaturen).

2. Aeussere mechanische Bedingungen. Bei gleicher Reizstärke wird um so mehr Wärme gebildet, je grössere Widerstände sich der Contraction des Muskels entgegenstellen. Dies ist insofern zweckmässig, als der Muskel von selbst gegen grössere Hindernisse mehr Kraft aufbietet.

C. Elektrische Erscheinungen des erregten Muskels.

Erregte Stellen des Muskels verhalten sich elektrisch negativ gegen ruhende.

In jedem Element des Muskels fällt die Electricitätsentwicklung bei der Zuckung grösstentheils in's Latenzstadium, so dass die

Negativität grösstentheils wieder verschwunden ist, ehe die Contraction beginnt. Der Contractionswelle geht eine „Negativitätswelle“ voran.

Legt man einer Muskelfaser AB der Fig. 13 an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiterkreises L an und reizt die Stelle C, so geht kurze Zeit darauf ein elektrischer Strom durch L von b nach a, wenn die Erregung bis a gelangt, mithin a negativ geworden ist, und bald danach ein Strom von a nach b, wenn die Erregung bei b angelangt ist. Diese

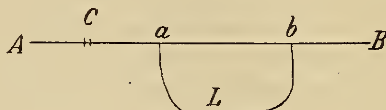


Fig. 13.

Ströme, die sehr schnell nach einander verlaufen, heissen **Actionsströme.** Sie werden mit denselben Mitteln nachgewiesen, wie die Actionsströme der Nerven (siehe S. 197).

Secundäre Zuckung, secundärer Tetanus. Legt man den Nerven eines Nervenmuskelpräparates auf die Oberfläche eines anderen Muskels auf und reizt den letzteren Muskel von seinem Nerven aus, so erfolgt Zuckung resp. Tetanus beider Muskeln, weil die Actionsströme des gereizten Muskels durch den seiner Oberfläche aufgelegten Nerven des Nervenmuskelpräparates gehen und diesen reizen. Dauercontractionen von nicht tetanischer Natur geben keinen secundären Tetanus.

Schneidet man einen Muskel quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines Leiterkreises an, so geht in dem Leiterkreis ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt: **Ruhestrom des Muskels.** An der Schnittfläche fängt der Muskel an abzusterben, und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Muskel hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine **„negative Schwankung“** des Ruhestromes ein.

Die elektromotorische Kraft des Ruhestromes des Muskels beträgt etwa 0,07 Volt.

Die Ursache und Bedeutung der elektrischen Erscheinungen des erregten und absterbenden Muskels sind noch vollständig unbekannt.

§ 3. Die Reize und die Erregbarkeit des Muskels.

Die Reize, die den Muskel erregen können, werden eingetheilt in:

A. indirecte, d. s. Reize, die zunächst den motorischen Nerven treffen, von dem aus dann der Muskel gereizt wird. Hierher gehört der normale physiologische Reiz, der, aus dem Centralnervensystem kommend, dem Muskel auf der Bahn der motorischen Fasern zugeleitet wird.

B. directe, d. s. Reize, die den Muskel erregen, wenn sie ihn unmittelbar treffen. Der Muskel ist direct, (d. h. ohne Vermittlung des Nerven) erregbar. Dies geht hervor aus Folgendem:

a) Im Froschsartorius breiten sich die Nervenfasern nur in der Mitte des Muskels aus, die beiden Enden sind in einer Ausdehnung von etwa 1/s der ganzen Länge nervenfrei, wie die mikroskopische Untersuchung gelehrt hat. Reizt man nun ein nervenfreies Ende dieses Muskels, so tritt doch Erregung des Muskels ein.

b) Ammoniak erregt die Nervenfasern nicht, wohl aber den Muskel direct.

c) Das amerikanische Pfeilgift (Curare) lähmt die Nervenendigungen im Muskel. Bei einem mit Curare vergifteten Thiere hat die Nervenreizung daher keine Wirkung mehr auf den Muskel, der curaresirte Muskel ist aber noch direct erregbar.

d) „Idiomusculärer Wulst“ heisst eine locale Contraction der Muskelfasern, die nach mechanischer Reizung bei abnormen Muskeln (bei Ermüdung, Erkrankungen) an der Reizstelle entsteht, und von da sich oft nicht weiter ausbreitet. Der idiomusculäre Wulst entsteht bloss an den direct gereizten Muskelstellen, breitet sich also nicht dem Verlaufe der Nervenfasern nach aus.

Die directen Reize des Muskels sind:

1. mechanische: Schneiden, Quetschen des Muskels wirkt erregend.

2. thermische: Erwärmen über 40°. bewirkt eine anhaltende Contraction, die schliesslich in Wärmestarre übergeht, welche der Todtenstarre (siehe S. 179) wesensgleich ist. Die Erregbarkeit ist innerhalb Temperaturen von — 4 bis + 40° um so grösser, je höher die Temperatur ist.

3. chemische: Gewisse chemische Agentien wirken erregend, z. B. Ammoniak, alkalische Natronsalzlösungen, schädigen aber den Muskel zugleich, so dass er schliesslich unerregbar wird. Andere Substanzen wirken bloss schädigend, ohne vorher zu erregen, z. B. Säuren. Uebrigens lauten die Angaben über die erregende oder lähmende Wirkung mancher Substanzen bei verschiedenen Autoren verschieden. Manche Flüssigkeiten sind indifferent, sie schädigen den Muskel nicht, z. B. die physiologische (0,6 %ige) Kochsalzlösung.

4. elektrische: Ein constanter Strom von hinreichender Stärke durch den Muskel in der Längsrichtung durchgeleitet, bewirkt bei seiner Schliessung eine Zuckung, zuweilen auch bei der Oeffnung. Während der Dauer des Durchfliessens des Stromes zeigt

der Muskel eine Dauerverkürzung, die aber geringer ist als die Verkürzung der Schliessungszuckung.

Wird der Strom quer durch die Muskelfaser geleitet, so wirkt er nicht erregend.

Durch Untersuchung des Verlaufes der Contractionswelle lässt sich zeigen, dass bei der Schliessung die Erregung an dem negativen Pol (Kathode) entsteht und von da aus durch den Muskel sich ausbreitet, bei der Oeffnung an der Anode.

Inductionsströme erregen nur an der Kathode.

Der Strom bedarf einer gewissen Dauer seiner Einwirkung, um zu erregen; sehr kurz dauernde Ströme wirken nicht. Die verschiedenen Muskelarten verhalten sich in dieser Hinsicht aber dem Strom gegenüber verschieden. Während die Erregung des quergestreiften Muskels mehr durch plötzliche Stromesschwankung, als durch lange Dauer des Stromes begünstigt wird, wird die Erregung des glatten Muskels mehr durch längere Dauer des Stromes als durch schnelle Aenderung der Stromstärke begünstigt.

Der Strom verändert auch an der Stelle seines Ein- und Austritts die Erregbarkeit des Muskels und zwar geradeso wie beim Nerven (siehe S. 200).

Der Leitungswiderstand für den elektrischen Strom ist in der Längsrichtung der Muskelfasern 2 ½ Millionen Mal, in querer Richtung 12 ½ Millionen Mal grösser als der des Quecksilbers.

Beziehung zwischen Reiz- und Erregungsgrösse.

Die Erregungsgrösse (messbar durch Bestimmung der Wärmeentwicklung oder der Arbeitsleistung) nimmt mit Zunahme der Reizgrösse von dem schwächsten eben wirksamen Reiz an nur bis zu einem gewissen Maximum zu, über das hinaus weitere Verstärkung des Reizes keine grössere Erregung mehr zu Stande bringt.

Bei gleicher Reizstärke hat die indirecte Reizung grössere Erregung zur Folge als die directe.

Die **Erregbarkeit** des Muskels ist ausser von den erwähnten Einflüssen (Temperatur, chemische Agentien, elektrischer Strom) noch abhängig von der Erhaltung der normalen Lebensbedingungen.

Ausgeschnittene Muskeln verlieren ihre Erregbarkeit, Warmblütermuskeln nach wenigen Stunden, Kaltblütermuskeln bei mittlerer Temperatur nach 2—3 Tagen, bei niedriger Temperatur nach längerer Zeit (bis zu 12 Tagen). Unterbrechung der Blutzufuhr, mangelhafte Zufuhr von Sauerstoff setzt die Erregbarkeit bei Warmblütermuskeln bald herab.

Die Erregbarkeit bleibt ferner nur erhalten bei zweckmässigem Wechsel zwischen Ruhe und Thätigkeit. Einerseits nimmt bei vollständiger Ruhe (z. B. bei Gliedern, die in fixen Verbänden längere Zeit ruhen) die Erregbarkeit ab, andererseits leidet die Erregbarkeit bei zu grosser Anstrengung durch Ermüdung. Auch Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven hat Erlöschen der Erregbarkeit und Schwund des Muskels zur Folge.

Die **Ermüdung** äussert sich objectiv in Herabsetzung der Erregbarkeit, geringerer Leistungsfähigkeit, subjectiv in schmerzhaften Empfindungen in dem angestrengten Muskel. Die Ermüdung beruht darauf, dass:

1. die durch angestrengte Thätigkeit des Muskels sich in ihm häufenden Zersetzungsproducte (z. B. Milchsäure) die Erregbarkeit schädigen;
2. das Kraftmaterial des Muskels schwindet.

Gönnt man dem ermüdeten Muskel Ruhe, so erholt er sich; die Erregbarkeit nimmt bei der Erholung wieder zu durch Entfernung der Ermüdungsstoffe und Neuzufuhr von Brennmaterial.

T o d d e s M u s k e l s, **Todtenstarre.** Der Muskel stirbt ab unter Erscheinungen, die denen bei Contraction sehr ähnlich sind. Beim absterbenden Muskel treten, wie beim contrahirten, auf: Verkürzung (durch die die Spannung todtenstarrer Muskeln bewirkt wird), Wärmebildung, Sauerstoffverbrauch, Bildung von Kohlensäure und Milchsäure, Glycogenschwund, elektrische Erscheinungen. Man fasst daher die Todtenstarre auf als eine letzte Contraction des absterbenden Muskels.

Ausser den erwähnten Vorgängen tritt im absterbenden Muskel auch Myosingerinnung ein, durch welche der todte Muskel ein weissliches, trübes Aussehen erhält.

Das Nervensystem hat Einfluss auf den Eintritt der Starre. Nach Durchschneiden eines Nervenstammes bei einem eben getödteten Thiere tritt die Starre in den vom durchschnittenen Nerven versorgten Muskeln später ein, als in anderen.

Die Wärmestarre, die beim Absterben des Muskels in Folge der Einwirkung von Temperaturen über 40° eintritt, ist identisch mit der Todtenstarre.

Unterschiede im physiologischen Verhalten der glatten und der quergestreiften Musculatur.

Die glatten Muskeln unterscheiden sich physiologisch von den quergestreiften durch Folgendes:

1. Die quergestreiften Muskeln sind mit Ausnahme des Herzens alle willkürlich zu erregen; die glatten Muskeln sind nicht willkürlich zu erregen, mit Ausnahme des Ciliarmuskels im Auge, der bei der Accommodation thätig ist.

2. Die glatten Muskeln zucken viel langsamer und haben einen viel langsameren Verlauf der Contractionswelle als die quergestreiften Muskeln (siehe S. 171 u. 172). Von den quergestreiften Muskeln zuckt das Herz langsamer als die Skeletmuskeln. Das Herz zeigt die Querstreifung aber auch unvollkommener als die Skeletmuskeln. Die Contractionsgeschwindigkeit der Muskeln nimmt also zu mit dem Grade der Ausbildung der Querstreifung.

3. Glatte Muskeln werden leichter durch längere Dauer des elektrischen Stromes als durch plötzliche Veränderung der Stromstärke erregt, während die quergestreiften leichter durch plötzliche Veränderung der Stromstärke zu erregen sind.

4. Die Erregung geht bei den glatten Muskeln von einer Faserzelle auf die andere über, bei den quergestreiften (ausser Herz) nicht.

Anhang. **Protoplasma- und Flimmerbewegung.**

1. Protoplasmabewegung.

Die weissen Blutkörperchen verändern ihre Gestalt wie Amöben, indem sie Protoplasmafortsätze bald ausstrecken, bald einziehen. Sie verändern auch dadurch ihren Ort, indem die Fortsätze auf ihrer Unterlage festklebend den ganzen Zellkörper nachziehen. Im Ruhezustand sind die Protoplasmafortsätze eingezogen, die Zelle ist kuglig abgerundet.

Innerhalb des für das Leben dieser Gebilde unschädlichen Temperaturbereichs ist die Protoplasmabewegung um so lebhafter, je höher die Temperatur ist. Bei den höchsten zulässigen Temperaturen (wenig über 40° C.) werden die Fortsätze allerdings ganz eingezogen und in der Wärmestarre sind daher die Zellen kuglig.

Reizt man die Zellen mit Inductionsströmen, so werden die Fortsätze eingezogen. Sauerstoffmangel wirkt lähmend. Reize, die von einer Seite her einwirken, können einen richtenden Einfluss auf die Bewegungen ausüben, z. B. chemische Einflüsse, wenn sie vorwiegend von einer Seite her wirken. Die Wanderung der Leucocyten durch die Gefässwände in die Gewebe scheint vorwiegend durch einseitig wirkende chemische Reize veranlasst zu werden.

Auf die Bewegung vieler nackter Protoplasmakörper wirkt auch der constante Strom richtend ein durch verschiedene polare Wirkung an der

Stelle seines Ein- und Austritts. So beobachtet man z. B. bei manchen Amöben Wanderung in der Richtung zur Kathode hin. Die richtende Wirkung der chemischen und elektrischen Reize nennt man Chemotropismus und Galvanotropismus.

2. Flimmerbewegung.

Die Epithelzellen mancher Schleimhäute tragen an ihrer freien Oberfläche Cilien, welche Schwingungen in bestimmter Richtung hin und her ausführen. Die Schwingung nach der einen Seite geschieht schneller als die nach der entgegengesetzten; desshalb werden leichte auf der Schleimhautoberfläche befindliche Körperchen in der Richtung, nach der der Ausschlag schneller erfolgt, fortbewegt.

Die Flimmerepithelzellen einer Schleimhaut stehen untereinander in physiologischem Zusammenhang, durch den eine Bewegung aller Cilien in geordnetem Sinne vermittelt wird. Die Art des physiologischen Zusammenhangs ist aber noch nicht bekannt.

Die Thätigkeit der Flimmerzellen wird begünstigt durch Sauerstoffzufuhr und schwach alkalische Reaction der umspülenden Flüssigkeit.

Beim Menschen ist Flimmerepithel vorhanden in der Schleimhaut der Luftwege des Athemapparates, in der inneren Genitalschleimhaut des Weibes (Uterus, Tuben), sowie auf dem Ependym der Hirnhöhlen. Die Flimmerbewegung in den Luftwegen befördert den Schleim und eingeathmeten Staub nach aussen; die Flimmerbewegung in Tuben und Uterus dient zur Bewegung des Eies.

Die Samenfäden (Spermatozoën) bestehen aus einem Kopf und einem langen, fadenförmigen Schweif, welch' letzterer peitschenförmige oder pendelartige Bewegungen ausführt (analog den Cilien der Flimmerzellen) und dadurch die Ortsbewegungen des ganzen Samenfadens bewirkt. Die Bewegungen werden durch schwach alkalische Reaction des flüssigen Mediums, in der sich die Fäden bewegen, begünstigt, durch saure Reaction geschwächt.

Kapitel XV. **Specielle Bewegungslehre.**

In der speciellen Bewegungslehre werden abgehandelt:

1. Die Lehre von den Functionen der Skeletmuskeln im Allgemeinen;
2. die Lehre vom Stehen, Gehen und Laufen;
3. die Lehre von der Stimm- und Sprachbildung.

§ 1. Functionen der Skeletmuskeln im Allgemeinen.

A. Die Knochen und ihre Verbindungen.

Die Knochen sind mechanisch betrachtet als starre Körper anzusehen, die zur Stütze der Körpertheile dienen. Ihr Bau ist derart, dass den Anforderungen grösster Festigkeit bei möglichst geringer Masse genügt ist; aus diesem Grunde sind z. B. die langen Knochen im Innern hohl und in kurzen Knochen sind die Lamellen besonders dicht angeordnet in solchen Richtungen, in denen vorwiegend Druck oder Zug auf die Knochen ausgeübt wird (siehe Fig. 14).

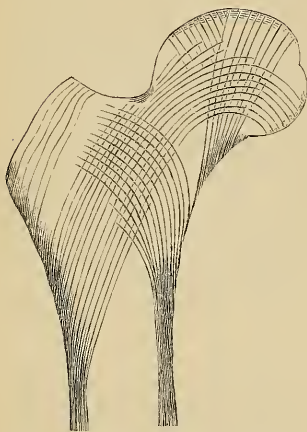


Fig. 14.
Anordnung der Knochenlamellen im oberen Ende des Femur (nach H. Meyer).
Die Knochenlamellen sind besonders dicht in der Richtung, in der der Druck der Körperlast wirkt und in der Richtung, in der die am Trochanter major inserirenden Muskeln ziehen.

Die Knochenverbindungen sind einzutheilen in:

1. **Synchondrosen**, Verbindungen zweier Knochen durch einen Knorpel, d. s. mechanisch betrachtet solche Knochenverbindungen, die eine bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen zu einander bedingen, wenn keine äusseren Kräfte auf die Knochen wirken. Die durch Synchondrose verbundenen Knochen können von äusseren Kräften nach allen Richtungen hin gegen einander bewegt werden, wobei der Zwischenknorpel verbogen wird. Der Umfang dieser Bewegungen ist aber in der Norm sehr gering.

2. **Gelenke**, d. s. mechanisch betrachtet Knochenverbindungen ohne bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen.

Die einander zugekehrten Flächen zweier gelenkig verbundener Knochen sind nicht mit einander verwachsen, sie berühren sich bloss, sind glatt und können auf einander gleiten. Das Gleiten wird begünstigt durch die im Gelenke befindliche Gelenkschmiere (Synovia[1]).

[1] Die Synovia ist eine alkalische, fadenziehende, oft durch Zellreste getrübte Flüssigkeit. Sie enthält Eiweiss, Salze und ein mucinähnliches

In manchen Fällen befinden sich zwischen den gelenkig verbundenen Knochen noch Knorpel (Gelenkzwischenknorpel), die die Gelenkflächen vergrössern und das ruhige Gleiten der Knochen auf einander selbst in solchen Fällen begünstigen, wo die eine Knochenfläche nicht der Abdruck der anderen ist.

Die Gelenkflächen sind umhüllt von der Gelenkkapsel, einer bindegewebigen Membran, die an die verbundenen Knochen angeheftet ist, und die wegen ihrer Schlaffheit die Bewegung der Knochen gegen einander gestattet.

Manche Gelenke, die Amphiarthrosen, haben eine so straffe Kapsel, dass eine ausgiebige Bewegung der verbundenen Knochen nicht möglich ist. Diese Gelenke sind mechanisch gleichbedeutend den Synchondrosen.

Bei den Bewegungen gelenkig verbundener Knochen gegen einander bleibt in der Norm der Gelenkbinnenraum gleich Null.

Die Gelenkflächen sind Rotationsflächen. Eine Rotationsfläche lässt sich construiren in folgender Weise: Gegeben sei eine Curve und eine Gerade, die beide in derselben Ebene liegen mögen. Man drehe nun die Curve um die gerade Linie als Drehungsachse, so heisst die von der Curve beschriebene Fläche eine Rotationsfläche.

Nach der Form der Curve, durch deren Drehung die Rotationsfläche entsteht und der Lage der als Drehungsachse dienenden Geraden sind die Gelenke einzutheilen:

1. Die Curve ist ein Kreisbogen.

a) Die Gerade geht durch den Mittelpunct des Kreisbogens. Die Rotationsfläche ist ein Stück einer Kugelfläche.

Gelenke mit solchen Flächen heissen Kugelgelenke oder Arthrodien. Bei ihnen bewegen sich die verbundenen Knochen um beliebig viele Drehungsachsen, die sämmtlich durch den Kugelmittelpunct gehen. Man kann aber auch die sämmtlichen möglichen Bewegungen zergliedern als Bewegungen um drei auf einander senkrechte, durch den Kugelmittelpunct gehende Achsen.

Beispiel: Hüftgelenk, Schultergelenk.

b) Die Gerade geht nicht durch den Mittelpunct des Kreises.

α) Sie liegt auf der concaven Seite des Kreisbogens: Ovalfläche, Ovalgelenk.

Das Ovalgelenk hat zwei Gelenkachsen, von denen die eine mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammenfällt, die andere durch den Mittelpunct des Kreisbogens zur ersten senkrecht gekreuzt geht.

Nucleoalbumin, jedoch kein echtes Mucin. Ihre Zusammensetzung wechselt, je nach Ruhe oder Bewegung.

Beispiel: Vorderarm-Handwurzel-Gelenk.

β) Sie liegt auf der convexen Seite des Kreisbogens: Sattelfläche, Sattelgelenk.

Das Sattelgelenk hat zwei Gelenkachsen, die analog denen des Ovalgelenkes liegen. Beispiel: Gelenk zwischen Os multangulum majus und Metacarpus pollicis.

2. Die Curve hat eine beliebige Form mit Ausnahme eines Kreisbogens, die Lage der Geraden ist auch beliebig.

Solche Gelenke heissen Charniergelenke; sie haben eine Drehungsachse, die mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammenfällt. Denkt man sich den einen von zwei durch Charniergelenk verbundenen Knochen feststehend, so beschreibt ein Punct des zweiten beweglich gedachten Knochens bei der Bewegung einen Kreis.

Beispiel: Gelenke zwischen den Phalangen.

Als besondere Fälle sind noch zu erwähnen:

1. Das Schraubengelenk, ein einachsiges Gelenk, bei dem ein Punct des beweglich gedachten Knochens nicht einen Kreis, sondern eine Schraubenlinie beschreibt.

Beispiel: Ellenbogen.

Beim Schraubengelenk findet bei der Drehung zugleich eine gegenseitige Verschiebung der beiden Knochen in der Achsenrichtung statt.

4. Das Spiralgelenk. Eine Rotationsfläche, wie die des Spiralgelenks kann man sich in folgender Art zu Stande gekommen denken: Man nimmt an, dass die Curve, die bei der Drehung um die Gerade die Rotationsfläche beschreibt, während dieser Drehung nicht denselben Abstand von der Linie beibehält, sondern mit Zunahme der Drehung sich der Linie nähert. Ein Punct der Curve beschreibt desshalb nicht einen Kreis, sondern eine Spirallinie. Bei einem Spiralgelenk beschreibt ein Punct des beweglich gedachten Knochens demnach auch nicht einen Kreis, sondern eine Spirale.

Haftmechanismen der Gelenke. Ausser durch Bänder (Ligamenta accessoria der Charniergelenke) und Spannung der umgebenden Muskeln werden die gelenkig verbundenen Knochen zusammengehalten durch den Luftdruck.

Schneidet man an einer Leiche sämmtliche Verbindungen zwischen Oberschenkel und Becken durch, auch die Gelenkkapsel des Hüftgelenks, so bleibt der Schenkel doch im Hüftgelenk hängen, weil der Luftdruck die Gelenkflächen gegen einander drückt. Die Kraft,

mit der der Luftdruck die Knochen zusammenhält, beträgt beim Hüftgelenk etwa 22 kg, d. i. mehr als das Gewicht des Beines.

Hemmung der Bewegung gelenkig verbundener Knochen. Der Bewegungsumfang der Knochen ist natürlich ein beschränkter und wird oft noch eingeengt durch hemmende Knochenfortsätze (z. B. das Olecranon ulnae, das die Durchbiegung des Ellbogens nach vorn hemmt) und Bänder (z. B. das Ligamentum cruciatum posterius des Knies, das das Durchdrücken des Knies nach hinten verhindert).

B. Wirkung der Muskeln auf die Knochen. Durch die Contraction eines Muskels werden seine Insertionspuncte gegen einander verschoben. Wirksam kann daher nur ein Muskel sein, dessen Insertionspuncte gegen einander verschiebbar sind.

Die Verschiebungsrichtung fällt nicht immer mit der Längsrichtung der Muskelfasern zusammen, weil die Insertionspuncte nicht frei gegen einander beweglich sind, sondern der Modus ihrer Bewegung gegen einander vorgeschrieben ist durch die Art der Knochenverbindung.

Liegen z. B. die beiden Insertionspuncte an zwei Knochen, die durch Kugelgelenk verbunden sind, und denkt man sich den einen Knochen feststehend[1]), so kann der Insertionspunct des anderen nur Orte einnehmen, die alle auf einer Kugelfläche liegen. Sind die Knochen durch ein Charniergelenk verbunden, so bewegt sich der beweglich gedachte Insertionspunct sogar nur auf einem Kreise.

Durch die Contraction werden die Insertionspuncte einander genähert, falls die Muskelfasern gerade ausgestreckt sind zwischen den Insertionspuncten.

Sind die Muskeln nicht gerade ausgestreckt zwischen den Insertionspuncten, sondern bewegen sie sich über eine rollenartige Vorrichtung, so kann bei der Contraction der eine Insertionspunct vom anderen sogar entfernt werden. Das ist z. B. der Fall beim Musculus trochlearis, dessen Insertion am Augapfel von der Insertion an der Opticusscheide bei der Contraction entfernt wird, weil die Trochlea als Rolle dient.

Der Muskel wirkt bloss dann mit seiner vollen Kraft auf seine Insertionspuncte bewegend, wenn diese Puncte sich in der Längsrichtung der Fasern bewegen können. In allen anderen Fällen

---

[1]) Die Annahme, der eine Knochen stehe fest, ist eine Fiction, die für die Wirklichkeit nicht zutrifft. Es werden daher in Wirklichkeit auch beide Knochen durch die Contraction bewegt. Wenn man z. B. durch Erheben des Unterschenkels das Knie beugt, so wird nicht nur der Unterschenkel nach hinten bewegt, sondern gleichzeitig auch der Oberschenkel nach vorne.

wirkt nur ein Theil der Muskelkraft bewegend, der gefunden wird durch Zerlegung der Kraft in Componenten nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte.

Beispiel: In Fig. 15 bedeute AB und AC zwei Knochen, die im Charniergelenke A um eine in A senkrecht auf der Ebene der Zeichnung stehende Achse beweglich sind. J und J_1 sind die Insertionspuncte einer Muskelfaser m, deren Contraction den Punct J_1 in der Richtung senkrecht auf AC bewegen würde (J ist feststehend gedacht). Die Kraft des Muskels sei dargestellt durch die Länge der Linie J_1D, dann findet man den bewegend auf J_1 wirkenden Kraftantheil, wenn man J_1D nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte zerlegt in die Componente J_1E und die darauf senkrechte J_1F. J_1E giebt die Grösse der Kraft an, die bewegend auf J_1 wirkt, man nennt sie Drehmoment der Muskelkraft.

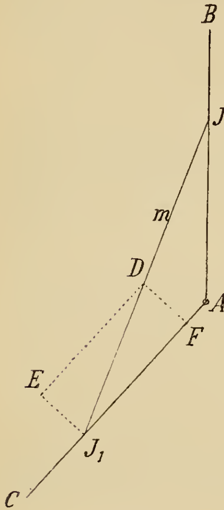


Fig. 15.

Wirkt auf einen Punct eines in Charniergelenk beweglichen Knochens ein Muskel in einer Zugrichtung, die nicht in die Ebene des Kreises fällt, in dem sich der Punct bewegt, so muss die Muskelkraft in drei Componenten zerlegt werden. Die eine davon, die wirksame Kraftcomponente, fällt in die Bewegungsrichtung des Punctes, die beiden anderen, unwirksamen, sind senkrecht auf der Bewegungsrichtung und auch zu einander senkrecht, eine von ihnen liegt in der Ebene jenes Kreises.

Bei einem Kugelgelenk zerlegt man die Muskelkraft in zwei Componenten, deren Richtung in eine Ebene fällt, die durch die Zugrichtung des Muskels und den Mittelpunct der Kugel gelegt ist. Die eine der Componenten, die wirksame, liegt in der Bewegungsrichtung des beweglich gedachten Insertionspunctes in dieser Ebene, die andere steht senkrecht darauf.

Wirken auf einen Punct eines beweglichen Knochens zwei oder mehrere Muskeln, so wird für jeden einzelnen erst die wirksame Kraftcomponente gesucht und aus den erhaltenen einzelnen Kraftcomponenten eine einzige Resultirende nach dem Gesetz des Parallelogramms der Kräfte construirt.

Synergeten heissen Muskeln, die gleichsinnig, Antagonisten solche, die entgegengesetzt bewegend auf einen Punct wirken.

Die Bewegungen der Knochen lassen sich im Uebrigen nach den Hebelgesetzen zergliedern, da alle beweglichen Knochen als ein- oder zweiarmige Hebel angesehen werden können.

Hebelarm der Kraft und der Last ist die Entfernung der Gelenkachse von der Richtung, in der die Kraft und die Last wirken.

Die Hebelarme der Kraft sind im Körper meist kleiner als die Hebelarme der Last. Diese Anordnung ist aber nicht ungünstig,

weil dadurch die Bewegungen an Geschwindigkeit gewinnen, wenn auch auf Kosten der Kraft.

Während der Bewegung des beweglich gedachten Knochens ändert sich häufig die Grösse des Drehmoments, resp. der Hebelarm der Kraft oder der Hebelarm der Last.

Von Interesse sind Verkleinerungen des Hebelarms der Last während der Bewegung, weil dabei der Muskel Arbeit leistet nach dem vortheilhaften Princip der Entlastung (siehe S. 174). Eine unter Entlastung des Muskels stattfindende Bewegung ist z. B. das Erheben des Körpers im Kniegelenk. In der Stellung mit gebeugten Knieen ist der Hebelarm der Last die horizontale Entfernung der Kniegelenkachse von der Schwerlinie des Körpers, d. i. dem Lothe, das von dem am Promontorium gelegenen Schwerpuncte aus gefällt ist. Die Entfernung wird immer kleiner, je mehr wir uns erheben, und ist bei aufrechter Stellung annähernd Null. Die Zugrichtung des Quadriceps, der die Streckung im Knie bewirkt, behält während der Bewegung aber annähernd die gleiche Entfernung von der Kniegelenkachse bei.

§ 2. **Stehen, Gehen, Laufen.**

Die gewöhnliche aufrechte Haltung (Stehen) und die gewöhnlichen Ortsbewegungen (Gehen, Laufen) haben bei allen Menschen eine typische Form, weil ihnen ein gemeinsames Princip, nämlich das der geringsten Muskelanstrengung zu Grunde liegt. Wir sind gewohnt, so zu stehen und uns so zu bewegen, dass die Muskeln dabei so wenig wie möglich angestrengt werden.

Aufrechtes Stehen ist die Lage des Körpers, bei der sein Schwerpunct senkrecht über der von beiden Füssen gebildeten Unterstützungsfläche liegt, und bei der die Glieder so gegen einander fixirt sind, dass ihre Längserstreckungen annähernd senkrecht gerichtet sind.

Die Unterstützungsfläche ist ein Sechseck, dessen Eckpuncte von den Köpfchen des ersten und fünften Metatarsus und vom Tuber calcanei beiderseits gebildet werden. Der Schwerpunct des Körpers liegt etwas vor dem Promontorium der Wirbelsäule.

Die Muskeln, die beim ungezwungenen Stehen die Fixation der Glieder durch ihre Contraction bewirken, sind im Wesentlichen nur:

1. Die Wadenmuskeln, deren Anspannung verhindert, dass der Körper vornüber fällt durch Beugung der Unterschenkelknochen gegen den Fuss im Fussgelenk.

2. Die Nackenmuskeln, deren Anspannung ein Vornübersinken des Kopfes (Sinken des Kinns auf die Brust, wie im Schlafe) verhindert.

3. In geringem Maasse sind noch die Hals- und Lendenmuskeln angespannt, die eine Verbiegung der Hals- und Lendenwirbelsäule verhindern.

Im Uebrigen werden die Glieder gegen einander festgehalten nur durch Bänder und zwar:

1. die Ligamenta ileofemoralia superiora (Ligamenta Bertini), die verhindern, dass der Rumpf nach hinten überfällt durch Drehung in beiden Hüftgelenken;

2. die Ligamenta cruciata posteriora der Kniegelenke, die bei gestrecktem Kniegelenk verhindern, dass der Rumpf und die Oberschenkel zusammen nach vorne durch Drehung in den Kniegelenken überfallen.

Die Arme hängen schlaff am Rumpfe herab, bedürfen also keiner Mechanismen zum Festhalten.

Von manchen Autoren wird angegeben, dass der Rumpf und Oberschenkel nicht nach vorne, sondern nach hinten überfallen müsste durch Drehung im Knie. Falls das richtig ist, würden nicht die Lig. cruciata posteriora, sondern Anspannung des Quadriceps femoris die Fixirung im Knie bewirken.

Die Auswärtsstellung der Füsse begünstigt die Haltung der Unterschenkel gegen die Füsse im Sprunggelenk, weil bei Auswärtsstellung der Füsse die beiden Gelenkachsen nicht in eine Richtung fallen, sondern nach vorne einen Winkel mit einander bilden. Dadurch ist eine gleichzeitige Rotation um beide Achsen ohne Stellungsveränderung der Beine unmöglich.

Ortsbewegungen.

Bei Betrachtung der Ortsbewegungen können Kopf und Rumpf mit den daran hängenden Armen als ein auf den Beinen in den Hüftgelenken balancirender Körper angesehen werden.

Die Beine dienen dazu, den Körper zu stützen und durch ihre Streckung vorwärts zu stemmen.

Die Beine können am Rumpfe pendelartig ohne Muskelanstrengung von hinten nach vorne und umgekehrt schwingen. Damit ein Bein schwingt, wird es durch leichte Beugung in Hüft-, Knie- und Fussgelenk etwas gehoben, während das andere den Körper stützt.

Der Oberkörper ist bei den Ortsbewegungen etwas nach vorne geneigt, und zwar um so mehr, je grösser die Bewegungsgeschwindigkeit ist.

Jede Vorwärtsbewegung kommt so zu Stande, dass abwechselnd ein Bein den Oberkörper stützt und vorwärts stemmt, das andere leicht gebeugt pendelartig von hinten nach vorne schwingt.

Beim **Gehen** wechselt ein Zeitraum, in dem beide Beine auf

dem Boden aufstehen, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt. Beim **Laufen** wechselt ein Zeitraum, in dem kein Bein auf dem Boden aufsteht, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt.

Der Vorgang vom Beginn der Schwingung des einen Beines bis zum Beginn der nächsten Schwingung des anderen Beines wird Schritt genannt. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist um so grösser, je grösser die Schrittlänge und die Schrittzahl (resp. je kleiner die Schrittdauer) ist. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen beschränkt, weil wegen des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine Schrittlänge und Schrittzahl ein gewisses Maass nicht übersteigen können. Beim Laufen kann die Bewegungsgeschwindigkeit grösser als beim Gehen gemacht werden, weil die Schrittlänge und die Schrittzahl wegen des gleichzeitigen Schwingens beider Beine grösser werden kann.

Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen um so grösser, je niedriger die Schenkelköpfe getragen werden.

Isochron mit den Bewegungen der Beine findet ein entgegengesetztes rhythmisches Pendeln der Arme statt.

Die abwechselnden Hebungen und Senkungen des Körperschwerpuncts sind beim Gehen gering (etwa 32 mm).

Die Arbeitsleistung des Körpers beträgt beim Gehen in der Ebene pro Schritt etwa 9 Kilogrammmeter, beim Lauf 24 Kilogrammmeter; es ist das allerdings keine bleibende Arbeit, weil bei jedem Schritte die Erhebung des Körpers gleich wieder rückgängig gemacht wird.

§ 3. Stimm- und Sprachbildung.

1. Stimmbildung.

Bei der Stimmbildung wirken die Stimmbänder des Kehlkopfs als Zungenpfeife mit membranösen Zungen. Die Innenränder der Stimmbänder sind dabei einander genähert, so dass sie sich leise berühren; die Stimmbänder sind gespannt. Wenn die Exspirationsluft nun durch den Kehlkopf streicht, versetzt sie die Stimmbänder in Schwingungen. Durch die Schwingungen der Stimmbänder wird die Stimmritze abwechselnd geöffnet und wieder geschlossen, so dass die Exspirationsluft stossweise aus dem Kehlkopf austritt. So entstehen Luftschwingungen, die durch Resonanz im Lungenluftraum, im Mund und im Rachen verstärkt und von unserem Ohre als Schall empfunden werden.

a) Mechanismus der Stimmbandeinstellung.

Die Kehlkopfknorpel, die für die Stimmbandeinstellung in Betracht kommen, sind:

1. Der Ringknorpel oder Grundknorpel, ein Knorpelring im oberen Ende der Tracheawand; er hat die Form eines Siegelrings, das Siegel nach hinten gerichtet (cr Fig. 16).

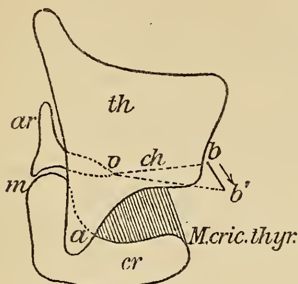


Fig. 16.
Kehlkopf im Profil.
th: Schildknorpel. a: Kleines Horn des Schildknorpels. ar: Giessbeckenknorpel. m: Processus muscularis. v: Processus vocalis. ch: Stimmband. cr: Ringknorpel, $b - b_1$: Bewegungsrichtung des Schildknorpels bei Contraction des Musculus cricothyreoideus (M. cric. thyr.).

2. Der Schildknorpel oder Spannknorpel (th) besteht aus zwei vorn unter rechtem Winkel zusammenstossenden, senkrecht stehenden Platten, deren hinterer Rand oben in die grossen, nach unten in die kleinen Hörner (a) übergeht. Die Spitzen der kleinen Hörner sind gelenkig verbunden mit den Seitenflächen des Ringknorpels. Die Gelenkachse, um die sich der Schildknorpel gegen den Ringknorpel in diesen gelenkigen Verbindungen dreht, ist horizontal von rechts nach links gerichtet.

3. Die Giessbecken- (Arytaenoid-) oder Stellknorpel, (ar) zwei dreiseitige Pyramiden, deren Grundflächen durch Gelenk beweglich auf dem hinteren Theile des oberen Randes des Ringknorpels stehen.

Die Stimmbänder sind faltige Vorsprünge der inneren Kehlkopfwand, die sich vorne an der Hinterwand des Schildknorpels, hinten an den Processus vocales, d. s. die vorderen Spitzen der dreiseitigen Grundflächen der Giessbeckenknorpel anheften. Bei ruhigem Athmen ist der Raum zwischen den Stimmbändern und den beiden Giessbeckenknorpeln, die Stimmritze, offen. Sie hat die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks (Glottis respiratoria, Fig. 18 I). Soll die Stimmritze zur Stimmbildung verengt werden, so müssen die Giessbeckenknorpel einander bis zur Berührung genähert und die Stimmbänder gespannt werden.

A. Zum Verschluss der Stimmritze dienen:

1. Der Musculus arytaenoideus transversus und obliquus oder interarytaenoideus, der an der Hinterseite beider Stellknorpel inserirt und durch seine Contraction den hinteren Theil beider Stellknorpel nach der Medianlinie zu zieht (siehe Fig. 17 II u. III).

2. Der Musculus crico-arytaenoideus lateralis beiderseits, der von der Seitenfläche des Ringknorpels nach hinten oben zum

Processus muscularis (seitliche Spitze der Grundfläche des Stellknorpels) geht, und dessen Contraction den Stellknorpel so um eine verticale Achse dreht, dass der Processus vocalis zur Medianlinie rückt.

Sein Antagonist ist der Crico-arytaenoideus posticus, der für sich allein den Processus vocalis nach aussen bewegt, dagegen in Gemeinschaft mit dem Lateralis den ganzen Stellknorpel nach aussen zieht, wodurch die Stimmritze geöffnet wird.

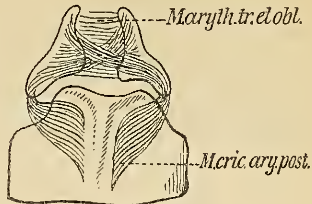


Fig. 17.
Hintere Seite des Kehlkopfes.
M. aryth. tr. et obl.: Musculus arytaenoideus transversus und obliquus. M. cric. ary. post: Musculus crico-arytaenoideus posticus.

B. Zum Spannen der Stimmbänder dienen:

1. Der Musculus cricothyreoideus, der den Schildknorpel nach vorne und etwas nach unten zieht und dadurch die am Schildknorpel befestigten Stimmbänder spannt.

2. Der Musculus thyreo-arytaenoideus, der im Stimmband liegt und für sich allein als Antagonist des vorigen wirkt.

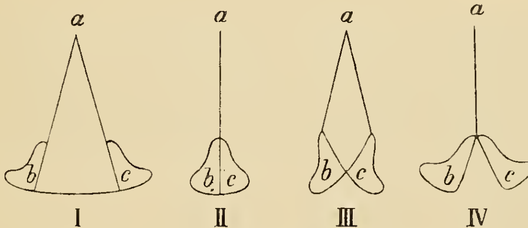


Fig. 18.
Schematische Darstellung der Stimmbandeinstellung.
a: Vorderes Ende der Stimmbänder, b und c: Grundfläche der Giessbeckenknorpel. I: Ruhestellung. II: Die Giessbeckenknorpel sind einander genähert, die Stimmbänder zur Stimmbildung eingestellt. III: Form der Stimmritze bei Contraction des M. arytaen. transversus u. obliquus und des M. crico-arytaenoid. posticus. IV: Form der Stimmritze bei Contraction des M. crico-arytaenoid. lateralis.

Contrahirt er sich mit dem vorigen zusammen, so wird er, mithin auch das Stimmband, das aus ihm besteht, stärker gespannt. Seine Contraction trägt bei zum Verschluss der Stimmritze, indem der leicht nach aussen gebogene Rand der Stimmbänder durch seine Contraction gerade gestreckt wird.

Innervation: Der Cricothyreoideus wird vom Nervus laryngeus superior, alle anderen vom Laryngeus inferior innervirt.

b) Höhe, Umfang und Klangfarbe der menschlichen Stimme.

Die **Tonhöhe** ist bei Zungenpfeifen abhängig von der Schwingungszahl der Zunge. Letztere aber hängt bei membranösen Zungen ab von ihrer Länge, Spannung und Dicke. Die Tonhöhe der menschlichen Stimme ist daher um so grösser, je kleiner die Länge, je grösser die Spannung und je geringer die Dicke der schwingenden Theile der Stimmbänder sind.

Die individuellen Verschiedenheiten der Höhe der Stimme beruhen auf Unterschieden in der Länge und Dicke der Stimmbänder. Z. B. sind die Stimmbänder beim Manne dicker und länger (18 mm lang) als bei der Frau (12 mm lang), daher hat der Mann eine tiefere Stimme als die Frau.

Kinder zeigen den durch das Geschlecht bedingten Unterschied der Stimme nicht. Der Stimmwechsel erfolgt beim Manne zur Zeit der Pubertät. Castrirte Männer behalten die Kinderstimme bei.

Ein und dasselbe Individuum bringt verschieden hohe Töne hervor durch:

1. Veränderung der Spannung der Stimmbänder und zwar durch

a) Veränderung des Contractionszustandes der spannenden Muskeln.

b) Veränderung der Stärke des anblasenden Luftstromes.

Je stärker der anblasende Luftstrom ist, desto mehr kommt nämlich den Stimmbändern eine neue, etwas nach oben vorgebauchte Gleichgewichtslage zu, die demnach eine grössere Spannung bedingt, als wenn die Bänder gerade zwischen den Ansatzpuncten ausgestreckt wären.

Die Stärke des anblasenden Luftstromes entspricht gewöhnlich einem Druck von 13—17 mm Quecksilber.

2. Verschiedene Länge und Breite des schwingenden Theiles der Stimmbänder:

a) Aenderung der Länge des schwingenden Theiles geschieht durch festeres oder loseres Aneinanderpressen der Stellknorpel. Bei losem Verschluss schwingen die Ränder der Stellknorpel mit, bei festem Verschluss schwingen nur die eigentlichen Stimmbänder. Im ersteren Falle ist die schwingende Zunge länger als im zweiten.

b) Entweder infolge von Besonderheiten der Contraction des Musculus thyreo-arytaenoideus oder dadurch, dass die als falsche Stimmbänder bezeichneten, über den wahren befindlichen Schleimhautwülste auf die letzteren aufgelegt werden, und sie bis auf einen schmalen Saum am inneren Rande an den Schwingungen hindern,

kann es bewirkt werden, dass dieser Saum allein schwingt. Die Kleinheit des schwingenden Theiles bewirkt grosse Höhe der Töne. Es geschieht das bei der sogenannten Fistel- oder Kopfstimme.

3. Veränderung der Dicke der Stimmbänder.

Fasern des Musculus thyreo-arytaenoideus, die senkrecht verlaufen, nähern durch ihre Contraction die obere und untere Fläche der Stimmbänder einander und verändern so die Dicke der Stimmbänder.

Der **Umfang** der Stimme ist die Gesammtheit der Töne, die ein Individuum hervorbringen kann; er beträgt für gewöhnlich etwa zwei Octaven. Die Lage der einzelnen Stimmen ist individuell verschieden. Man unterscheidet:

Bass:	Lage der	Töne	zwischen	E	und	$\bar{f}$
Tenor:	„ „	„	„	c	„	$\bar{\bar{c}}$
Alt:	„ „	„	„	f	„	$\bar{\bar{f}}$
Sopran:	„ „	„	„	$\bar{c}$	„	$\bar{\bar{\bar{c}}}$

Die **Klangfarbe** der Stimme ist abhängig von der Zahl und Stärke der Obertöne, die den im Kehlkopf entstehenden Grundton begleiten, ferner von beigemischten Geräuschen.

Bei ein und demselben Individuum unterscheiden wir nach dem Klang der Stimme die Bruststimme von der Kopfstimme.

Bei der Bruststimme findet Resonanz vorwiegend im Thorax statt, sie enthält die tiefen Töne; bei der Fistelstimme findet Resonanz vorwiegend in den oberen Lufträumen (Mund, Rachen und Nase) statt, sie enthält die hohen Töne. Die Resonanz hat nur Einfluss auf die Klangfarbe, nicht auf die Höhe der Stimme.

Der Unterschied zwischen Sprech- und Singstimme ist noch nicht hinreichend erklärt.

2. Sprache.

Die Sprachlaute sind Exspirationsgeräusche, die in der Mund- und Rachenhöhle entstehen, bald mit, bald ohne Begleitung der Stimme.

h ist ein tonloses blasendes Geräusch, das entsteht, wenn die Exspirationsluft ungehindert durch den Mundcanal strömt bei offenem Munde und bei Abschluss der Nasenhöhle von der Rachenhöhle durch den weichen Gaumen.

Vocale sind blasende Geräusche, die wie h entstehen, aber mit Begleitung der Stimme. Die Töne, die in Rachen- und Mundhöhle entstehend sich zu der Stimme gesellen, und ihr den Vocalcharacter

aufprägen, heissen **Formanten** der Vocale. Bei den verschiedenen Vocalen sind die Formanten verschieden, wegen der Verschiedenheit der Gestalt der Mund- und Rachenhöhle.

Bei a hat die Höhle die Gestalt eines vorne weit offenen Trichters, bei o und u die einer Flasche mit kurzem Hals, bei e und i die einer Flasche mit langem Hals.

Jeder Vocal hat ein oder zwei characteristische Formanten, die unabhängig von der Höhe der Stimme zu Stande kommen. Diese Formanten sind nach Helmholtz: für u: f; für o: $\overline{b}$; für a: $\overline{\overline{b}}$; für e: $\overline{f}$ und $\overline{\overline{\overline{b}}}$; für i: f und $\overline{\overline{\overline{\overline{d}}}}$. Andere Autoren geben andere Formanten an.

Vielleicht sind ausser diesen bestimmten Formanten aber auch noch solche an der Vocalbildung betheiligt, die durch Resonanz in Mund- und Rachenhöhle entstehen und in ihrer Höhe abhängig sind von der Höhe der Stimme, ebenso wie Obertöne vom Grundton.

Consonanten sind Geräusche ohne begleitende Stimme, die entstehen, wenn bei verschlossenem oder offenem Nasenwege in der Mundhöhle ein Verschluss gebildet wird, der den Durchtritt der Exspirationsluft aufhebt oder wenn ein solcher Verschluss aufgehoben wird (Verschlusslaute), oder wenn an einer verengten Stelle der Mundhöhle Reibung der exspirirten Luft stattfindet (Reibungsgeräusche), oder schliesslich wenn die Luft an einer solchen verengten Stelle Schwingungen der verengenden Wand hervorruft (Zitterlaute).

Je nach der Stelle, an der der Verschluss oder die Verengerung stattfindet, unterscheidet man die Laute in:

1. Labiale: beide Lippen oder die untere Lippe und obere Zahnreihe bilden den Verschluss oder die verengte Stelle.

Hierher gehören: bei verschlossenem Nasenwege: Verschlusslaute b und p; Reibungsgeräusche w, f; bei offenem Nasenwege m.

2. Dentale: der vordere Theil der Zunge und der harte Gaumen bilden den Verschluss oder die verengte Stelle.

Hierher gehören: bei verschlossenem Nasenwege: Verschlusslaute d, t; Reibungsgeräusche s, sz, l; Zitterlaute r; bei offenem Nasenwege n.

3. Gutturale: der hintere Theil der Zunge und der weiche Gaumen bilden den Verschluss oder die verengte Stelle.

Hierher gehören: bei verschlossenem Nasenwege: Verschlusslaute g, k; Reibungsgeräusche j, ch; bei offenem Nasenwege ng.

Kapitel XVI. **Allgemeine Nervenphysiologie.**

§ 1. Allgemeines über Bau und Function der Nervenelemente.

Das Nervensystem ist aufgebaut aus Nerveneinheiten. Die Nerveneinheit, das **Neuron** oder Neurodendron, besteht aus:

1. einer Nervenzelle,
2. deren Fortsätze, die eingetheilt werden in

a) Protoplasmafortsätze oder Dendriten, kurze Fortsätze, die sich vielfach theilen und bald an Dicke abnehmen,

b) einen Achsencylinder- oder Nervenfaserfortsatz, Neurit, d. i. ein Fortsatz der Zelle, der sich von den Protoplasmafortsätzen durch sein hyalines, glattrandiges Aussehen unterscheidet; er behält in seinem (in den peripheren Nerven sehr langem) Verlaufe gleichmässige Dicke bei; an seinem Ende theilt er sich in ein feines Astwerk, das sogenannte Endbäumchen. Manche Achsencylinderfortsätze im Centralnervensystem geben Seitenäste (Collateralen) ab, die auch Endverästelungen tragen. Der Achsencylinder, der wichtigste Theil jeder Nervenfaser, zeigt zuweilen eine feine Längsstreifung, welche der Ausdruck einer Zusammensetzung aus Fibrillen ist. Zwischen den Fibrillen findet sich eine feinkörnige Zwischensubstanz, Neuroplasma genannt.

Die physiologischen Vorgänge in einer Nerveneinheit bestehen darin, dass zunächst die Zelle in Erregung geräth und zwar entweder selbständig (automatisch) oder durch äussere Reize, die von den Protoplasmafortsätzen aufgenommen werden.

Die Zelle überträgt die Erregung auf den Achsencylinderfortsatz, der sie bis zu seinem Endbäumchen leitet. Von da geht sie über auf die Organe, mit denen die Endbäumchen verknüpft sind (Zellen anderer Nerveneinheiten, Muskelfasern oder Drüsenzellen).

Mithin besteht der einfachste Vorgang im Nervensystem in Folgendem: Von einer Zelle 1 (siehe Fig. 19), die mit dem Aufnahmeapparat eines Sinnesorgans verknüpft ist, geht die Erregung durch den Neurit 2 und 3 und dessen Endbäumchen auf die Zelle 11, von da durch deren Neurit 12 zum Muskel 13. Complicirter ist der Vorgang, wenn die Erregung durch die Collaterale 4 des Neuriten 2 und die hinter einander geschalteten Neuren 5, 6; 7, 8; 9, 10; auf 11 u. s. w. übergeht. Die nervösen Vorgänge sind um so com-

plicirter, je mehr hinter einander geschaltete Neuren und je mehr verschiedene Neurenbahnen der Reiz zu durchlaufen hat.

Von diesem Schema weichen Bau und Function mancher sensiblen Nervenfasern mit der zugehörigen Nervenzelle scheinbar ab. Hier wird der Reiz, der im Sinnesorgan in den Körper gelangt, durch eine sensible Nervenfaser einer Nervenzelle zugeführt, und von da durch einen Achsencylinderfortsatz weiter geleitet. Man kann

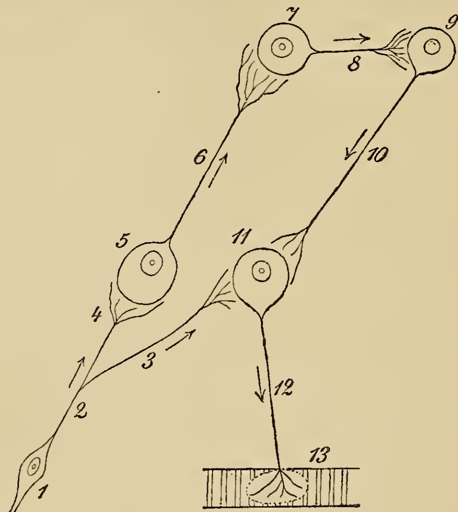


Fig. 19 (nach Rauber).

aber hier die Annahme machen, dass die sensible Faser physiologisch gleichbedeutend ist einem sehr verlängerten Protoplasmafortsatz der Zelle, nicht einem Achsencylinderfortsatz. Die functionelle Gleichbedeutung dieser sensiblen Faser und des Protoplasmafortsatzes ergiebt sich daraus, dass beide cellulipetal — d. h. zur Zelle des Neurons hin — leiten, während der Achsencylinderfortsatz cellulifugal — von der Zelle weg — leitet.

Nach der gegenwärtig herrschenden Hypothese der Anatomen ist das Endbäumchen eines Neurons mit den Protoplasmafortsätzen des anderen nicht verwachsen, sondern sie berühren sich bloss. Die Erregung wird danach nicht durch Continuität, sondern durch Contact der Fortsätze übertragen. Ob diese Lehre richtig ist, muss noch dahin gestellt bleiben.

Die anderen Bestandtheile des Nervensystems (Neuroglia, Nervenmark, Nervenscheiden etc.) scheinen nur Stütz- und Schutzorgane für die Nerven zu sein.

Die allgemeine Nervenphysiologie ist entsprechend den Theilen des Neurons einzutheilen in:

1. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern (einschliesslich der eigentlich als Protoplasmafortsätze aufzufassenden sensiblen Nerven)
2. Allgemeine Physiologie der Nervenzellen.

§ 2. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern.

1. Der Erregungsvorgang der Nerven.

Die Nervenfasern dienen dazu, Erregungen von dem einen Endorgan, dem Aufnahmeorgan (Sinnesorgan oder Nervenzelle) zu dem anderen Endorgan, dem Erfolgorgan (Muskel, Drüsenzelle oder andere Nervenzelle) durch sich hindurch zu leiten.

Die Erregung des Nerven erfolgt normal vom Aufnahmeorgan aus, kann aber auch an jeder Stelle des Nerven durch künstliche Reize bewirkt werden.

Die Natur des Erregungsvorganges und der Reizleitung ist unbekannt. Die einzige Aeusserung der Erregung, die bisher am erregten Nerven selbst beobachtet ist, ist eine elektrische. In Erregung befindliche Stellen des Nerven verhalten sich elektrisch negativ gegen ruhende. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist nicht bekannt.

Legt man einem Nerven AB an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiterkreises L an und reizt die Stelle C etwa mit einem Inductionsstrom, so geht kurze Zeit darauf, wenn die Erregung bis a geleitet

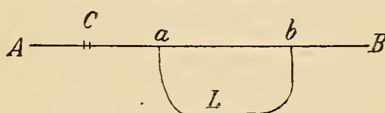


Fig. 20.

ist, ein elektrischer Strom durch L von b nach a; ist die Erregung in a erloschen und nach b weiter geleitet, so geht der Strom durch L nun von a nach b. Diese Ströme heissen **Actionsströme.** Sie haben einen so schnellen Verlauf und folgen so schnell auf einander, dass sie mit gewöhnlichen Galvanometern nicht nachzuweisen sind, sondern nur mit sehr schnell reagirenden elektrometrischen Instrumenten (Capillarelektrometer) oder mittelst besonderer Versuchsanordnungen, bei denen die Wirkung auf eine Magnetnadel verstärkt wird dadurch, dass eine Reihe von gleichsinnig gerichteten, kurz nach einander durch den Leiterkreis gehenden Actionsströmen auf die Nadel wirkt (Bernstein's repetirendes Differentialrheotom).

Schneidet man einen Nerven quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines Leiterkreises an, so geht in dem Leiterkreis ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt (**Ruhestrom des Nerven**). An der Schnittfläche fängt der Nerv nämlich an abzusterben und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Nerven hier elektrisch negativ gegen die noch nicht ab-

sterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine „**negative Schwankung**“ des Ruhestroms ein.

Sonst ist die Nervenerregung nur zu erkennen an dem Erfolg, den die Reizübertragung auf das Endorgan hat (Muskelcontraction bei motorischen, Sinnesempfindung bei sensiblen Nerven).

2. Gesetze der Erregungsleitung.

a) Die isolirte Leitung. In einem aus mehreren Fasern bestehenden Nervenstamm geht die Erregung einer Faser nicht auf die anderen über.

b) Die Geschwindigkeit der Reizleitung. Im ausgeschnittenen Froschnerven bei Zimmertemperatur legt der Reiz in einer Secunde eine Wegstrecke von 27 m zurück. Beim Menschen wird die Geschwindigkeit verschieden angegeben (zwischen 30 und 60 m in der Secunde). Zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit im Froschnerven reizt man den Nerven eines Nervmuskelpräparates zweimal, das erste Mal an einem dem zugehörigen Muskel möglichst nahen Orte, das zweite Mal möglichst weit vom Muskel entfernt, und bestimmt in beiden Fällen die Latenzzeit, d. i. die Zeit vom Reizmoment bis zum Beginn der Contraction. Am besten geschieht das mit der graphischen Registrirung der Contraction. Die Latenzzeit ist bei Reizung der entfernten Stelle grösser als bei Reizung der dem Muskel nahen Stelle. Der Unterschied der Latenzzeiten ist die Zeit, in der der Reiz die Strecke des Nerven zwischen den zwei Reizorten durchläuft. Man rechnet aus diesen Daten aus, welche Strecke der Reiz in einer Secunde durchlaufen würde.

Die nach ähnlichem Princip bei lebenden Menschen angestellten Versuche haben zu verschiedenen Resultaten geführt, weil sie hier nicht fehlerfrei sind.

c) Doppelsinnige Leitung. Ein Nerv, der an einer Stelle von einem künstlichen Reiz getroffen wird, leitet die Erregung nicht nur in der Richtung, in der die Reizleitung unter physiologischen Verhältnissen erfolgt, sondern auch in umgekehrter Richtung.

Der zum Musculus gracilis des Frosches tretende Nerv theilt sich gabelförmig in zwei Aeste, von denen der eine die obere, der andere die untere Hälfte des Muskels innervirt. In der Gabelung theilen sich die Achsencylinder der einzelnen Fasern, so dass jeder Achsencylinder sowohl in den oberen als in den unteren Theil des Muskels einen Ast abgiebt. Halbirt man den Muskel durch Querschnitt, ohne die Nervengabel zu verletzen und reizt man dann nur den einen Ast der Gabel, so zucken doch beide Muskelhälften. Die Erregung geht also im gereizten Ast nicht nur centrifugal, sondern auch centripetal und dann in dem anderen Ast wieder centrifugal.

3. Die Erregung und die Veränderung der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit durch äussere Einflüsse.

Die erregenden Einflüsse bewirken in vielen Fällen auch Aenderungen der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit, die zur Erregung in Beziehung stehen. Daher betrachtet man diese Wirkungen zweckmässig zusammen.

a) Mechanische Einflüsse. Zerren, Quetschen, Schneiden erregt den Nerven, vernichtet zugleich aber auch die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit.

b) Thermische Einflüsse. Temperaturen über 45° C. und unter der Gefriertemperatur vernichten die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit. Innerhalb des Bereiches der unschädlichen Temperaturen ist die Erregbarkeit und die Reizleitungsgeschwindigkeit um so grösser, je höher die Temperatur ist. Erregend wirken nur sehr plötzliche und starke Temperaturänderungen, z. B. Berühren des Nerven mit einer glühenden Nadel.

c) Chemische Einflüsse. Diese sind einzutheilen in:

1. solche, die die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit vernichten, ohne erst zu erregen, z. B. Säuren, Ammoniak;

2. solche, die erst erregen, dann lähmen, z. B. concentrirte Salzlösungen, Glycerin.

Lässt man auf eine Stelle eines motorischen Nerven Kohlensäuregas einwirken, so wird sie unerregbar gegen elektrischen Reiz, aber nicht leitungsunfähig, denn wenn man oberhalb der betreffenden Stelle reizt, wird die Erregung doch zum Muskel hin fortgepflanzt. Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit sind also bis zu einem gewissen Grade unabhängig von einander.

d) Elektrische Einflüsse.

Ein constanter Strom von hinreichender Stärke durch den Nerven in dessen Längsrichtung hindurchgeleitet, bewirkt

1. bei seiner Schliessung:

Erregung und Erregbarkeitserhöhung an der Stelle seines Austritts (der Kathode);

Erregbarkeitsverminderung und Herabsetzung der Leitungsfähigkeit an der Stelle seines Eintritts (der Anode);

2. bei seiner Oeffnung:

kurz dauernde Herabsetzung der Erregbarkeit und der Leitungsfähigkeit an der Kathode;

Erregung sowie kurz dauernde Erhöhung der Erregbarkeit an der Anode.

Die Erregung durch den elektrischen Strom, die beim motori-

schen Nerven an der Contraction des zugehörigen Muskels erkannt wird, erfolgt in der Regel nur im Moment der Schliessung und Oeffnung des Stromes (Schliessungs- und Oeffnungszuckung), seltener kommt es vor, dass der Strom während seiner Dauer (Schliessungstetanus) und einige Zeit hindurch nach der Oeffnung (Oeffnungstetanus) erregende Wirkung äussert. Es hängt also der Grad der Erregung des Nerven hauptsächlich von der Veränderung der Stromstärke, nicht von der absoluten Intensität des Stromes ab. Die Veränderung der Stromstärke wirkt um so stärker, je schneller sie erfolgt. Aus diesem Grunde erhält man oft keine Erregung, wenn man den Strom nicht plötzlich schliesst oder öffnet, sondern langsam entstehen und schwinden lässt (Einschleichen und Ausschleichen des Stromes). Die Erregung ist bei der Schliessung stärker als bei der Oeffnung, so dass die schwächsten überhaupt wirksamen Ströme nur Schliessungserregung geben.

Der Strom erregt nicht, wenn er genau quer durch die Nervenfaser geht.

Wenn man durch den Nerven N (Fig. 21) eines Nervmuskelpräparates einen Strom leitet, der bei + eintritt, bei — austritt und nun die Latenzzeit bei Schliessung und Oeffnung bestimmt (in derselben Weise wie bei der Bestimmung der Reizleitungsgeschwindigkeit, siehe S. 198), so ergiebt sich, dass die Latenzzeit bei Schliessung grösser ist als bei Oeffnung. Lässt man den Strom in umgekehrter Richtung durch N gehen, so ist nun die Latenzzeit bei Schliessung kleiner als bei Oeffnung. Der Unterschied der Latenzzeiten entspricht in beiden Fällen der Zeit, in der der Reiz durch das Nervenstück zwischen den beiden Elektroden geleitet wird. Dadurch ist bewiesen, dass die Erregung bei Schliessung an der Kathode, bei Oeffnung an der Anode erfolgt.

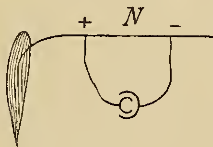


Fig. 21.

Die Erregbarkeitsänderungen, die der Strom zu beiden Seiten jeder Elektrode bewirkt, werden untersucht, indem man den Nerven neben der einen oder der anderen Elektrode mit einem Reiz von gleichbleibender Stärke das eine Mal vor der Einwirkung des constanten Stromes, das zweite Mal während der Durchleitung reizt und zusieht, ob die erhaltene Erregung das zweite Mal grösser oder kleiner ist als das erste Mal.

Die Erregbarkeit ist dauernd während der Dauer des Stromes verändert. Der Zustand veränderter Erregbarkeit durch den Strom heisst Elektrotonus; der Zustand erhöhter Erregbarkeit an der Kathode heisst Katelektrotonus, der Zustand herabgesetzter Erregbarkeit an der Anode heisst Anelektrotonus.

Die Beziehung der erregenden und erregbarkeitändernden Wirkung des Stromes lässt sich in dem Satz ausdrücken: Das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus wirkt erregend.

Die Herabsetzung der Leitungsfähigkeit, die bei Schliessung an der Anode, bei Oeffnung für kurze Zeit an der Kathode erfolgt, ist bei starken Strömen so gross, dass der Nerv hier ganz leitungsunfähig wird. Befindet sich eine solche leitungsunfähige Stelle zwischen Reizort und Erfolgorgan (Muskel), so bleibt der Erfolg der Erregung im Erfolgorgan aus. Das geschieht in folgenden beiden Fällen:

1. bei der Schliessung, wenn die Anode zwischen Erfolgorgan und Kathode liegt;
2. bei der Oeffnung, wenn die Kathode zwischen Erfolgorgan und Anode liegt.

Zuckungsgesetz: Aus den bisher erörterten Gesetzen ergiebt sich für den motorischen Nerven folgende Abhängigkeit der Erregung des Muskels von der Stärke des Stromes und seiner Richtung im Nerven:

Strom-stärke		Aufsteigender Strom [1]	Absteigender Strom [1]
schwach	Schliessung: Oeffnung:	Zuckung Ruhe	Zuckung Ruhe
mittel	Schliessung: Oeffnung:	Zuckung Zuckung	Zuckung Zuckung
stark	Schliessung: Oeffnung:	Ruhe Zuckung	Zuckung Ruhe

Das Zuckungsgesetz erklärt sich so: Bei schwachen Strömen wirkt nur der stärkere Reiz, d. h. das Entstehen des Katelektrotonus erregend, noch nicht das Verschwinden des Anelektrotonus, daher entstehen nur Schliessungszuckungen. Bei mittelstarkem Strom wirkt sowohl Entstehen des Katelelektrotonus als Verschwinden des Anelektrotonus erregend. Daher entstehen sowohl Schliessungs- als Oeffnungszuckungen.

Bei starkem aufsteigendem Strom bleibt aber die Schliessungszuckung aus, weil die Erregung von der Kathode nicht durch die leitungsunfähige Stelle an der Anode hindurch kann. Bei starkem absteigendem Strom bleibt die Oeffnungszuckung aus, weil die Erregung von der Anode nicht durch die leitungsunfähige Stelle an der Kathode hindurch kann.

Ein Strom, der durch eine Strecke eines markhaltigen Nerven geleitet wird, breitet Stromschleifen im ganzen Nerven aus, auch ausserhalb der Strecke zwischen den Elektroden. Wenn man an zwei Stellen ausserhalb dieser Strecke die Enden eines Leiterkreises anlegt, geht durch diesen Leiterkreis in Folge der Stromverzweigung ein Strom hindurch. Diese Erscheinung hat insofern physiologisches Interesse, als die Stromverzweigung

[1]) Der Strom heisst aufsteigend, wenn er im Nerven in der Richtung vom Muskel zum Centrum geht, absteigend, wenn er vom Centrum zum Muskel hingeht.

bedingt ist durch eine eigenartige Polarisirbarkeit der lebenden Nervenfasern. Die Stromschleifen lassen sich nicht mehr nachweisen im abgestorbenen Nerven. Man bezeichnet die ganze Erscheinung als physikalischen Elektrotonus im Gegensatz zum physiologischen Elektrotonus (Erregbarkeitsänderung).

Der elektrische Leitungswiderstand der Nerven ist in der Faserrichtung $2\frac{1}{2}$ Millionen Mal, in querer Richtung $12\frac{1}{2}$ Millionen Mal so gross wie der des Quecksilbers.

Inductionsströme erregen nur an der Kathode, verhalten sich also wie schwache Ströme im Sinne des Zuckungsgesetzes.

Für den unversehrt im Körper befindlichen motorischen Nerven des Menschen gilt scheinbar eine andere Zuckungsformel als für den ausgeschnittenen Nerven eines Nervmuskelpräparates. Wenn man eine Elektrode auf die Haut über einen zu untersuchenden Nerven aufsetzt, die andere weit davon entfernt an einer indifferenten Körperstelle (im Rücken oder Nacken), so erhält man bei den schwächsten überhaupt wirksamen Strömen eine Schliessungszuckung, wenn die auf den Nerven gesetzte Elektrode die Kathode ist: „Kathodenschliessungszuckung“. Bei etwas stärkeren Strömen erfolgt die „Anodenschliessungs- und Anodenöffnungszuckung“, (wenn die am Nerven befindliche Elektrode die Anode ist), und erst bei sehr starken Strömen auch die „Kathodenöffnungszuckung“. Die scheinbare Abweichung dieser Zuckungsformel von der für den ausgeschnittenen Froschmuskel geltenden ist bedingt durch die Art der Stromvertheilung im menschlichen Körper. Der Nerv wird hier von Stromschleifen in verschiedener Richtung schräg und quer durchsetzt und nicht wie der ausgeschnittene Nerv einfach in seiner ganzen Länge durchströmt.

e) Die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit hängt ausser von den bisher erwähnten äusseren Einflüssen noch von der Erhaltung der normalen Lebensbedingungen ab. Nicht nur aus dem Körper ausgeschnittene Nervenfasern verlieren allmählich ihre Leitungsfähigkeit und Erregbarkeit, sondern auch solche, die in irgend einer Weise (durch Schnitt oder krankhaften Process) ihren normalen Zusammenhang mit der Nervenzelle verloren haben. Der Nerv stirbt dann ab, was sich anatomisch durch Schwund des Achsencylinders und Nervenmarks und Ersatz desselben durch Bindegewebe äussert. Zuweilen erfolgt danach Regeneration der Nervenfasern von dem mit der Zelle noch zusammenhängenden Stumpf aus.

Eine Veränderung der Erregbarkeit des Nerven durch Ermüdung hat sich bisher noch nicht mit Sicherheit nachweisen lassen.

4. **Der Erfolg der Erregungsleitung.**

Die Art des Erfolgs der Erregungsleitung im Erfolgorgan hängt nicht ab von der Art der Reizung, sondern von der Natur des Erfolgorgans; z. B. bringt jeder wirksame Reiz beim motorischen Nerven nur Muskelcontraction, beim secretorischen Nerven nur Secretion, bei einem sensiblen Nerven nur Sinnesempfindung hervor und zwar im letzteren Falle nur diejenige Art von Sinnesempfindung, die für die betreffende Sinneszelle specifisch ist.

Die Nervenfasern werden, je nach der Richtung, in der sie normal leiten, eingetheilt in:

1. centrifugale (motorische, secretorische) führen von einer Nervenzelle zu einem peripheren Organ;

2. centripetale (sensible, reflectorisch wirksame) führen von einem Sinnesorgan zu einer Nervenzelle;

3. intercentrale führen von einer Nervenzelle zu einer anderen.

Ausser der Function, Erregungen zu leiten, kommt den Nervenfasern ein Einfluss auf den Ernährungszustand des Organs, zu dem sie führen, zu. Nach Durchschneiden der Nerven zeigen die zugehörigen Organe Ernährungsstörungen, z. B. sterben die Muskeln nach Durchschneidung ihrer Nerven ab.

§ 3. Allgemeine Physiologie der Nervenzelle.

Alle Functionen des Nervensystems, die aus den uns bekannten Functionen der Nervenfasern nicht zu erklären sind, schreiben wir den Nervenzellen zu, weil wir kein anderes nervöses Element kennen, dem wir sie zuschreiben könnten.

Die Nervenzelle ist erregbar. Ihre physiologische Erregung kommt in zweierlei Art zu Stande:

1. Der Reiz entsteht durch die Vorgänge in der Zelle selbst, so dass die Zelle selbständig in Erregung überzugehen scheint. Man nennt das: Automatische Erregung der Zelle. Die Automatie ist tonisch, wenn die Erregung stetig auf die ableitende Nervenfaser übergeht, so ist rhythmisch, wenn die Erregung periodisch auf die Faser übergeht. Z. B. wirkt auf die Zellen des Athemcentrums erregend Mangel an Sauerstoff und Anhäufung von Kohlensäure, d. s. Bedingungen, die die Zelle selbst durch ihren Stoffwechsel schafft. Die Automatie des Athemcentrums ist rhythmisch. Das Gefässnervencentrum wird auch durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung erregt, seine Automatie ist tonisch.

2. Der Reiz wird durch eine Nervenfaser der Zelle zugeleitet. Da der Reiz nun von dieser Zelle auf ihren Achsencylinder weiter

geleitet wird, so erfolgt so eine Reizleitung von einer Nervenfaser zur anderen durch die Nervenzelle hindurch. Die Reizleitung durch die Zelle unterscheidet sich von der Reizleitung nur durch die Fasern in Folgendem:

a) Die Zelle vermag die Reize selbständig zu modificiren und zwar:

α) hinsichtlich der Intensität; sie kann die Reize geschwächt oder verstärkt weiterleiten;

β) hinsichtlich der Frequenz der Reizfolge.

Z. B. stehen die Reize, die bei ausgebreiteten Reflexen (siehe S. 210) den Muskeln zugeleitet werden, hinsichtlich ihrer Stärke und Frequenz in gar keiner Beziehung zur Stärke und Frequenz der den Reflex auslösenden Sinnesreize.

b) Die Leitung ist nicht doppelsinnig, sondern geht nur in einer Richtung vor sich.

Im Rückenmark z. B. geht die Leitung durch Zellen bei Reflexen wohl von sensiblen auf motorische Fasern über, aber nie umgekehrt; nach Reizung von motorischen Wurzeln gelingt es nicht, in den sensiblen die für die Erregung characteristischen elektrischen Erscheinungen nachzuweisen.

c) Die Geschwindigkeit der Reizleitung durch Zellen ist viel kleiner als die durch Fasern.

Vom physiologischen Standpuncte betrachtet sind die einzelnen Leitungsvorgänge durch Zellen nur verschieden durch die Zahl der vom Reiz durchlaufenen Neurenbahnen und durch die Modificationen der Reize in den Zellen.

Vom psychologischen Standpuncte betrachtet sind die Leitungsvorgänge durch Nervenzellen einzutheilen in:

1. Erregungsleitungen durch Zellen, die ohne Begleitung von Bewusstseinsvorgängen erfolgen. Hierher gehört der Reflex, d. i. Uebertragung einer Erregung von einer centripetalen Faser auf eine centrifugale durch das Centrum hindurch, die ohne Bewusstseinsvorgänge erfolgt, ja sogar gegen den Willen geschehen kann.

2. Psycho-physische Processe, das sind solche Vorgänge, die von Bewusstseinsvorgängen begleitet sind. Die Reizübertragung von sensiblen Nervenfasern auf motorische durch das Centralnervensystem hindurch, die willkürlich erfolgt, wird „gewollte Reaction“ im Gegensatze zum Reflex genannt.

Die chemischen Processe, die sich in den ruhenden und erregten Nervenzellen abspielen, sind uns noch nicht bekannt. Dass

sie sehr lebhaft sind, geht aus der Thatsache hervor, dass nur kurze Hemmung der normalen Blutzufuhr schon schädigend wirkt. (Tod des Nervensystems durch Erstickung tritt z. B. bei Warmblütern schon nach wenigen Minuten ein.)

Kapitel XVII. **Rückenmark.**

Anatomische Vorbemerkung.

Der cylinderförmige Strang des Rückenmarks besteht aus einer Säule grauer Substanz, die von einem weissen Markmantel umgeben ist. Auf dem Querschnitt zeigt die graue Substanz die Gestalt eines H.

Durch die graue Substanz wird jede Hälfte der weissen in drei Stränge getheilt: Vorderstrang, Seitenstrang und Hinterstrang. Zwischen Vorder- und Seitenstrang treten die vorderen Wurzeln der peripheren Nerven aus, zwischen dem Seiten- und Hinterstrang die hinteren. In jedem der drei Stränge lassen sich noch mehrere gesonderte Bündel unterscheiden (vergl. Fig. 22):

1. Im Vorderstrang:
   a) Pyramidenvorderstrang,
   b) Vorderstranggrundbündel.
2. Im Seitenstrang:
   c) Pyramidenseitenstrang,
   d) Kleinhirnseitenstrang,
   e) Gowers'scher Strang,
   f) Seitenstranggrundbündel.
3. Im Hinterstrang:
   g) Goll'scher Strang,
   h) Burdach'scher Strang oder Keilstrang.

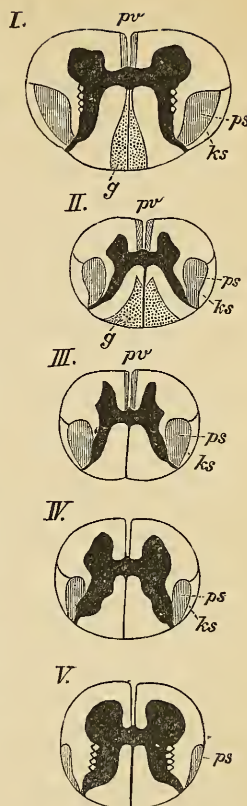


Fig. 22.
Querschnitte durch verschiedene Höhen des Rückenmarks. Zur Demonstration der Stränge der weissen Substanz (nach Flechsig).

I: Höhe des 6. Cervicalnerven.
II: " " 3. Brustnerven.
III: " " 6. "
IV: " " 12. "
V: " " 4. Lendennerven.
pv: Pyramidenvorderstrangbahn.
ps: Pyramidenseitenstrangbahn.
ks: Kleinhirnseitenstrangbahn.
g: Goll'sche Stränge.

Das Gowers'sche Bündel ist nicht eingezeichnet, es liegt an der Peripherie des Seite stranges in der Verlängerung der Kleinhirnseitenstrangbahnen nach vorn. Die übri nicht bezeichneten Felder der weissen Substanz bilden das Vorder- und Seitenstra grundbündel und die Burdach'schen Stränge.

Die weisse Substanz enthält markhaltige Nervenfasern, die graue vorwiegend Nervenzellen.

Die Functionen des Rückenmarks bestehen in Erregungsleitungen durch Fasern und Zellen, die in drei Hauptgruppen einzutheilen sind:

1. Reizleitung auf motorischen Bahnen aus dem Gehirn durch's Rückenmark in periphere Nerven.

2. Reizleitung auf sensiblen Bahnen aus den peripheren sensiblen Nerven durch's Rückenmark in's Gehirn.

3. Reizleitung aus peripheren centripetalen Nerven durch Zellen des Rückenmarkgrau zu peripheren motorischen Nerven: Reflexe.

4. Ausserdem liegen im Rückenmark noch einige Centren, die besonders zu besprechen sind.

§ 1. Die motorischen Bahnen.

Sie werden gebildet von den beiden Pyramidensträngen, den Vorderhornzellen und den vorderen Wurzeln.

Die Pyramidenstränge, die aus dem Gehirn kommen, geben in verschiedenen Höhen Fasern in's Rückenmarkgrau ab, daher nimmt der Querschnitt dieser Stränge nach unten ab. Die Endbäumchen der Pyramidenfasern legen sich an Vorderhornzellen an und zwar die der Pyramidenseitenstränge an Zellen derselben Seite, die der Pyramidenvorderstränge an Zellen der gekreuzten Seite; die Pyramidenvorderstrangfasern kreuzen sich kurz vor der Endigung an Zellen in der vorderen weissen Commissur.

Aus den Vorderhornzellen gehen die Achsencylinderfortsätze in die vorderen Wurzeln über.

Einige wenige, die zu Eingeweidemuskeln gehen, verlassen das Rückenmark auch in den hinteren Wurzeln.

Pathologische Erfahrungen lehren, dass die beschriebenen Bahnen motorische sind. Es giebt Erkrankungen, die ausschliesslich in motorischen Lähmungen bestehen und bei denen die Pyramidenstränge und Vorderhornzellen anatomisch nachweisbare Veränderungen erleiden (Degenerationen, d. i. Schwund des Nervengewebes und Ersatz desselben durch Bindegewebe). Mit diesen Erfahrungen stimmen überein die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung des Faserverlaufes.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks (durch Verletzung oder Erkrankung) erhält man secundäre Degeneration der Pyramidenstränge unterhalb des betroffenen Querschnitts. Da solche

Nervenfasern degeneriren, die von ihren Zellen getrennt sind (siehe S. 202), so geht auch hieraus hervor, dass die Ursprungszellen der Pyramidenfasern im Gehirn liegen.

§ 2. Die sensiblen Bahnen.

Es sind Bahnen, die aus den hinteren Wurzelfasern theils direct, theils durch eingeschaltete Zellen hindurch in die Goll'schen Stränge, Kleinhirnseitenstränge, Gowers'schen Bahnen und in Fasern übergehen, die zerstreut im Seitenstranggrundbündel verlaufen.

Die peripheren sensiblen Fasern endigen zunächst in den Zellen der Spinalganglien, sie sind eigentlich verlängerte Protoplasmafortsätze dieser Zellen (siehe S. 196). Von diesen Zellen gehen die Achsencylinder durch die hintere Wurzel in's Rückenmark und sondern sich hier hauptsächlich in zwei Gruppen:

1. Fasern, die den Burdach'schen Strang schräg durchsetzend in den Goll'schen Strang gelangen und in diesem nach oben bis in's Gehirn gehen;

2. Fasern, die mit Endbäumchen an Zellen des Rückenmarkgrau endigen. Die Neuriten dieser Zellen bilden zwei Gruppen:

a) Solche, die zu den Kleinhirnseitensträngen derselben Seite gehen und in diesen nach aufwärts zum Gehirn. Die Zellen dieser Neuriten liegen in den Clarke'schen Säulen, d. s. Zellanhäufungen an der medialen Seite der Basis des Hinterhorns.

b) Solche, die durch die graue oder weisse Commissur auf die andere Seite gehen und dort in Fasern des Seitenstranggrundbündels zerstreut oder vielleicht auch im Gowers'schen Bündel aufwärts verlaufen.

Die Rückenmarksschwindsucht (Tabes dorsalis) ist eine Krankheit mit rein sensiblen Lähmungen, die durch Degeneration der hinteren Wurzeln und der Goll'schen Stränge bedingt ist. Daraus geht hervor, dass die Goll'schen Stränge sensible Bahnen sind.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks erfolgt secundäre Degeneration der Fasern der Goll'schen, Gowers'schen und Kleinhirnseitenstrangbahnen oberhalb der betroffenen Stelle, also liegen die Ursprungszellen dieser Fasern unterhalb der Stelle.

Halbseitenläsion. Ist durch eine Verletzung genau eine Seitenhälfte des Rückenmarks quer durchtrennt, so tritt unter der verletzten Stelle motorische Lähmung auf der Seite der Verletzung, sensible hauptsächlich auf der entgegengesetzten ein. Die verletzten

motorischen Strangfasern liegen also im Rückenmark grösstentheils auf derselben Seite wie die zugehörigen motorischen peripheren Nerven. Die verletzten sensiblen Strangfasern liegen aber zu einem grossen Theile auf der entgegengesetzten Seite, wie die zugehörigen peripheren sensiblen Nerven; letzteres ist bedingt durch die unter 2. b) beschriebene Kreuzung sensibler Fasern im Rückenmarkgrau.

Die hier gegebene kurze Uebersicht über die sensiblen Bahnen stellt zwar die bisher bekannten wesentlichsten Thatsachen im Allgemeinen zutreffend dar, die Verhältnisse sind jedoch im Einzelnen viel complicirter, weil die langen Fasern im Rückenmark noch Aeste nach unten und nach der Seite abgeben, die im Grau endigen. Z. B. jede der hinteren Wurzelfasern, die in die Hinterstränge eintreten, theilt sich in zwei Längsäste, einen stärkeren aufsteigenden, der mit dem Goll'schen Strang schliesslich zum verlängerten Mark kommt, und einen schwächeren absteigenden, der nach kurzem Verlaufe im Grau endigt. Beide Längsäste geben in ihrem Verlaufe Seitenäste, Collateralen, ab, die auch im Grau endigen. Die Zellen der grauen Substanz, zu denen die Enden des absteigenden Längsastes und der Collateralen gehen, geben ihrerseits wieder Neuriten ab, die auch wieder unter Abgabe von Collateralen entweder in lange Bahnen übergehen oder nach kürzerem Verlaufe im Grau endigen. So ergiebt sich, dass streng genommen nicht eine so scharfe Trennung zwischen langen sensiblen Bahnen und den nun zu beschreibenden Reflexbahnen zu machen ist, wie sie in der vorliegenden Darstellung der Uebersichtlichkeit halber gemacht wurde.

§ 3. Reflexe des Rückenmarks.

a) Die Reflexbahnen.

Die Verbindung centripetaler Neuren mit motorischen, die zum Zustandekommen eines Reflexes nöthig ist, kann sein:

1. direct: die Endbäumchen der centripetalen Fasern und Collateralen legen sich direct an motorische Zellen an,

2. indirect: zwischen den centripetalen und motorischen Neuren sind noch andere Neuren eingeschaltet.

Die directe und indirecte Reflexbahn wird veranschaulicht durch die Figuren 23 u. 24.

Man ersieht, dass so eine grosse Mannigfaltigkeit der Verbindung centripetaler mit motorischen Nerven möglich ist, wie sie auch erfordert wird durch die Mannigfaltigkeit der Ausbreitung der Reflexe.

Die Fasern derjenigen Reflexbahnen, durch welche verschiedene Höhen des Rückenmarkgrau mit einander verbunden sind, verlaufen hauptsächlich in dem Vorder- und dem Seitenstranggrundbündel und den Burdach'schen Strängen.

b) Eintheilung der Reflexe.

Die Reflexbewegungen, die vom Rückenmark vermittelt werden, sind leicht zu untersuchen an Kalt- und Warmblütern, bei denen eine Mitwir-

kung des Gehirns dadurch ausgeschlossen wird, dass man das Gehirn vom Rückenmark trennt.

Nach dem Grade der Ausbreitung der Reflexbewegungen unterscheidet man:

1. Die einfachen oder partiellen Reflexe: die Erregung eines sensiblen Bezirkes hat die Bewegung nur eines Muskels oder nur einer beschränkten Muskelgruppe zur Folge.

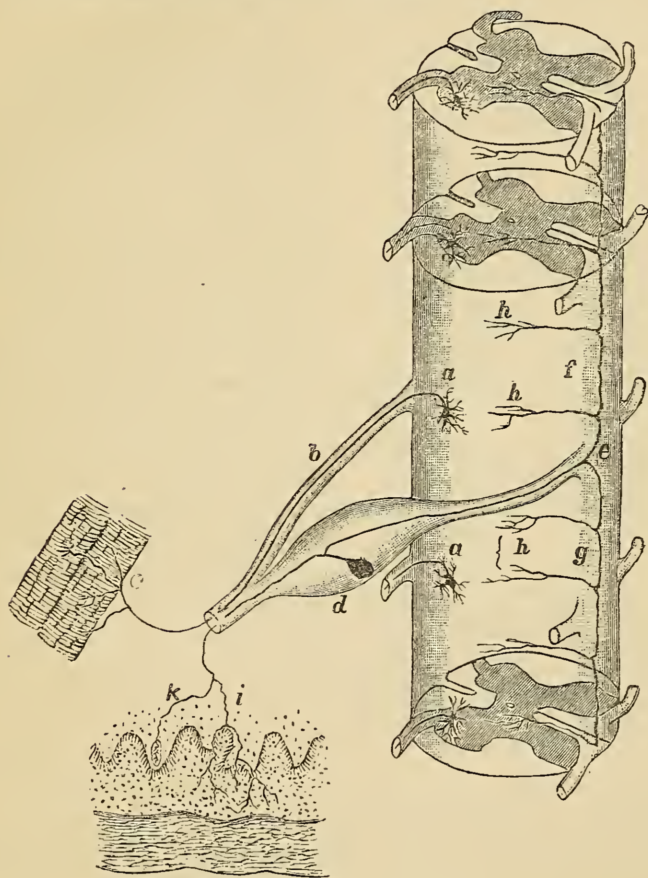


Fig. 23 (nach Lenhossek).

Schematische Darstellung einer directen Reflexbahn.

i: Freie Endigung einer sensiblen Faser in der Haut. k: Endigung der sensiblen Faser in einem Meissner'schen Tastkörperchen. d: Spinalganglienzelle der sensiblen Faser, deren centraler Fortsatz als hintere Wurzelfaser in's Rückenmark übergeht, sich bei e in die aufsteigende f und absteigende g Stammfaser theilt, welche Kollateralen h abgeben. Die Endverästelungen der Kollateralen legen sich an motorische Vorderhornzellen a an, von wo der motorische Nerv b zum Muskel c führt.

Beispiel: Kniephänomen: Reizt man die sensiblen Nerven der Patellarsehne, etwa durch einen Schlag auf die Sehne, so zuckt der Musculus quadriceps femoris in Folge reflectorischer Erregung und bewegt dabei den Unterschenkel.

2. Die ausgebreiteten Reflexe und zwar:

a) Ausgebreitete geordnete Reflexe: Auf die Reizung eines sensiblen Bezirkes erfolgen zweckmässige Bewegungen, die zur Abwehr des Reizes oder Flucht vor demselben dienen.

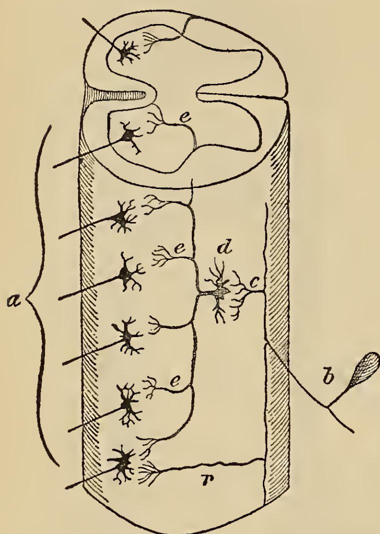


Fig. 24.
Schema der indirecten Reflexbahn nach Kölliker und Lenhossek.
a: Motorische Zellen und Wurzeln. b: Spinalganglienzelle. c: Sensible Kollaterale. d: Zelle des Rückenmarkgrau mit Nervenfortsatz, dessen Kollateralen e sich an motorische Zellen anlegen. Bei r ist auch eine directe Reflexbahn gezeichnet.

Betupft man z. B. die Pfote eines enthaupteten Frosches mit einem Tropfen Säure, so wischt der Frosch den Tropfen ab, kneift oder sticht man ihn, so sucht er zu entfliehen. Auch beim schlafenden Menschen sind ähnliche reflectorisch erfolgende Abwehrbewegungen zu beobachten.

Diese Bewegungen sehen wie willkürliche Bewegungen aus; ob sie von Bewusstseinsvorgängen in den Rückenmarkszellen begleitet sind, lässt sich aber nicht entscheiden, weil man über etwaige subjective Wahrnehmungen in diesen Zellen nichts in Erfahrung bringen kann. Beachtenswerth ist indess, dass die Rückenmarkszellen selbständig die zugeleiteten Reize zu zweckmässiger Muskelthätigkeit verwerthen können, in physiologischer Hinsicht also nicht verschieden sind von den Zellen des Grosshirns, in denen psycho-physische Processe vor sich gehen.

b) Ausgebreitete ungeordnete Reflexe, Reflexkrämpfe:

Nach Reizung eines sensiblen Bezirkes treten Krämpfe grösserer Muskelgruppen, ja der ganzen Körpermusculatur auf.

Beispiel: Zahnkrämpfe der Kinder, Krämpfe bei Strychninvergiftung. Bei normalen erwachsenen Menschen treten Reflexkrämpfe nur selten auf, und zwar nach sehr starker sensibler Reizung (bei intensiven Neuralgien).

Da Reizung einzelner sensibler Fasern Reflexkrämpfe der ganzen

Körpermusculatur hervorrufen kann, so muss eine leitende Verbindung sämmtlicher sensibler Fasern mit sämmtlichen motorischen vorhanden sein. Die Verbindungen sind in der Norm aber nicht alle in gleicher Weise erregbar, so dass die Erregung nur auf einzelnen Bahnen sich ausbreitet und so die geordneten Reflexe entstehen.

c) **Reflexzeit**

ist die Zeit vom Eintritt des Reizes in's Rückenmark bis zum Austritt auf der motorischen Bahn. Man bestimmt sie, indem man die Zeit vom Beginn der Reizung bis zum Beginn der Contraction misst und davon subtrahirt die Zeit, die auf die Reizleitung in den peripheren Nerven und das Latenzstadium des Muskels entfällt. Sie wird zu 0,008—0,015 Secunde angegeben.

d) **Einflüsse auf die Reflexe.**

Die Reflexerregung ist abhängig von

α) der Stärke des Reizes: Zum Auslösen der Reflexe ist eine gewisse Reizstärke erforderlich. Sehr starke Reize können anderseits die Reflexe hemmen. Die Reflexzeit ist innerhalb gewisser Grenzen um so kürzer, je stärker der sensible Reiz ist.

β) der Reizzahl und -folge. Ein einzelner starker Inductionsstrom vermag Reflexe weniger leicht auszulösen, als mehrere auf einander folgende schwache.

γ) dem Ort der Einwirkung der Reize. Durch Reizung der Hautsinnesapparate lassen sich die Reflexe leichter auslösen als durch directe Reizung der Nervenstämme.

Die Reflexerregbarkeit ist:

erhöht: bei gewissen Vergiftungen (Strychnin), sowie im Wundstarrkrampf. Sie ist im Kindesalter grösser als bei Erwachsenen;

herabgesetzt: im Zustand der Apnoë, bei Vergiftungen (z. B. mit Chloroform, Morphium, Alkohol). Bei Kaltblütern ist sie um so niedriger, je niedriger die Temperatur.

e) **Reflexhemmung.**

1. Durch den Willen kann man manche Reflexe unterdrücken. Es können allerdings nicht reflectorische Bewegungen solcher Muskeln willkürlich unterdrückt werden, die auch nie willkürlich bewegt werden können (z. B. Gebäract der Uterusmusculatur, Pupillenverengerung).

2. Es giebt besondere Reflexhemmungsmechanismen, die unabhängig vom bewussten Willen thätig sind.

Man vermuthet, dass die Centren solcher Mechanismen beim

Menschen in den Gehirnganglien liegen und dass von ihnen Fasern zum Rückenmarkgrau gehen, die in noch unbekannter Weise auf die Zellen so wirken, dass die Reflexe gehemmt werden. Sind die Fasern functionsunfähig, z. B. bei querer Durchtrennung des Rückenmarks, so sind unterhalb der verletzten Stelle die Reflexe gesteigert.

Beim Frosch sind Reflexhemmungscentren im Mittelhirn (Lobi optici) nachgewiesen, deren Reizung die Reflexe unterdrückt.

§ 4. Besondere Centren im Rückenmark.

Besondere Centren für bestimmte Bewegungsmechanismen, die entweder willkürlich vom Gehirn aus oder reflectorisch in Thätigkeit versetzt werden, befinden sich im Rückenmark an folgenden Stellen:

1. im Halstheil:

Centrum für die Pupillendilatation; die motorischen Fasern für den Dilatator pupillae verlaufen im Halssympathicus. Pupillenerweiterung erfolgt bei Beschattung der Augen. Das Centrum ist tonisch innervirt, denn nach Durchschneidung des Halssympathicus wird die Pupille auf der verletzten Seite enger.

2. im Lendentheil:

a) Centrum für die Harnentleerung.

Das Centrum für den Sphincter vesicae ist tonisch erregt; bei der Harnentleerung wird der Tonus des Sphincter herabgesetzt und das Centrum des Detrusors erregt. Dieser Vorgang kann willkürlich hervorgebracht werden, kommt aber auch reflectorisch zu Stande, indem durch die Füllung der Blase die sensiblen Blasennerven und dadurch reflectorisch der Detrusor erregt, der Sphincter gehemmt wird.

b) Centrum für die Kothentleerung.

Der Tonus des Centrums der Sphincteren des Anus wird willkürlich vom Gehirn aus oder reflectorisch (durch Reizung centripetaler Nerven im Mastdarm bei Anfüllung desselben) gehemmt und es werden peristaltische Bewegungen des Mastdarms ausgelöst, die im Verein mit der Bauchpresse den Koth austreiben.

c) Centrum für die Erection, Ejaculation und den Geburtsact (siehe: 3. Abschnitt).

Ueber die im Rückenmark verlaufenden Nerven für die Innervation der Kreislaufsorgane, der Athemmusculatur und für die Schweisssecretion (siehe S. 66, 73 und 94).

Kapitel XVIII. Gehirn.

§ 1. Leitungsbahnen.

Die physiologische Bedeutung aller Einzelheiten, die die anatomische Forschung betreffs des Faserverlaufes im Gehirn ergeben hat, ist noch wenig bekannt. Es kann uns daher genügen, die Hauptleitungsbahnen zu beschreiben.

I. Verfolg der Leitungsbahnen aus dem Rückenmark in's Gehirn.

A. Die motorischen Bahnen.

Der Pyramidenseitenstrang tritt beim Uebergang in das verlängerte Mark in der sogenannten Pyramidenkreuzung, in mässigen Zügen das Vorderhorn seiner Seite durchbrechend, in den Vorderstrang der anderen Seite, dort lagert er sich dem hier befindlichen Pyramidenvorderstrang an und von nun an liegen beide zusammen als gemeinsame Pyramidenbahn und lassen sich nach aufwärts verfolgen durch die Brücke, wo sie von Querfasern aus dem Kleinhirn durchquert sind, dann durch die Mitte des Hirnschenkelfusses, den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, den Stabkranz bis zur Grosshirnrinde.

Auf dem Wege vom Grosshirn bis zur Pyramidenkreuzung geben die gemeinsamen Pyramidenbahnen unterwegs Fasern ab für die Ursprungszellen der motorischen Fasern der Gehirnnerven. Die von beiden Seiten kommenden Pyramidenfasern kreuzen sich jedesmal kurz vor dem Eintritt in die Nervenkerne, zu denen sie hinziehen.

B. Die sensiblen Bahnen.

1. Der Goll'sche Strang, im verlängerten Mark auch zarter Strang genannt, endigt zunächst in Zellen des Kerns des zarten Strangs, von da dringen Fasern durch die graue Substanz nach vorne, kreuzen sich über und hinter der Pyramidenkreuzung mit denen der anderen Seite — diese Kreuzung heisst Schleifenkreuzung. Nach der Kreuzung liegen die Fasern dorsal von den Pyramidensträngen; es legen sich an sie wahrscheinlich die im Rückenmark schon gekreuzten sensiblen Fasern an, die in den Gowers'schen Strängen oder zerstreut in den Seitenstranggrundbündeln nach oben verlaufen. Die so entstandenen gemeinsamen sensiblen Bahnen (Schleife genannt) lassen sich nun nach oben verfolgen durch die Brücke, die Haube des Hirnschenkels; von da geht ein Theil der Fasern in die Vierhügelganglien, der

andere Theil durchsetzt die ventro-lateralen Kerne des Thalamus opticus und zieht durch den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, immer hinter den Pyramidenbahnen in den Stabkranz zur Grosshirnrinde.

Unterwegs nehmen die Schleifen Fasern auf, die von den Zellenanhäufungen kommen, in denen die sensiblen Gehirnnerven nach ihrem Eintritt in's Gehirn endigen; diese Fasern kreuzen sich vor ihrem Eintritt in die Schleife.

In der Verlängerung der grauen Substanz nach oben, die in Folge ihrer Verlagerung den Boden des vierten Ventrikels, weiter oben den Aquaeductus Sylvii bildet, liegen die Ursprungskerne der motorischen und sensiblen Gehirnnerven, die den Rückenmarksnerven analog sich verhalten, mit Ausnahme des Opticus und Olfactorius. Der Opticus entspringt aus Ganglienhaufen der vorderen Vierhügel und der lateralen Kniehöcker. Der Olfactorius geht direct aus dem Grosshirn hervor.

2. Die Kleinhirnseitenstrangbahnen gehen durch das Corpus restiforme, die Kleinhirnschenkel zum Kleinhirn, in dessen grauer Substanz sie enden. Ausser der Verbindung des Kleinhirns mit dem Rückenmark giebt es noch Faserzüge, die das Kleinhirn mit dem Grosshirn verbinden, nämlich

a) Fasern, die aus den vorderen und hinteren Theilen der Grosshirnrinde durch den vorderen und hinteren Schenkel der inneren Kapsel und Hirnschenkelfuss zu Kernen der Brücke und von da nach hinten zum Kleinhirn verlaufen (Brückenarme des Kleinhirns, frontale, sowie temporale und occipitale Grosshirnrinden-Brückenbahnen).

b) Fasern, die vom Grosshirn mit der Schleife durch den Thalamus opticus in den rothen Kern der Hirnschenkelhaube, von da auf die andere Seite und durch die Bindearme (Pedunculi cerebelli) in's Kleinhirn ziehen.

Die Bedeutung dieser Faserzüge siehe S. 224.

C. Die kurzen Bahnen des Rückenmarks, die als Reflexbahnen zu deuten sind und in den Vorderstranggrundbündeln und dem Keilstrang verlaufen, sind als gesonderte Bahnen beim Uebergang in's Gehirn nicht mehr zu verfolgen. Indessen ist es zweifellos, dass es auch im Gehirn zahlreiche derartige Bahnen, welche die Nervenkerne verbinden und zu Reflexbahnen dienen, geben muss, weil auch in den unteren Theilen des Gehirns sich zahlreiche Reflexvorgänge abspielen.

II. Im Grosshirn finden sich noch eine grosse Zahl von Fasern, die die verschiedenen Theile des Grosshirns unter einander verbinden. Es sind das:

1. Fasern im Stabkranz zu den grossen Ganglien an der Basis (Thalamus opticus, Linsenkern, Streifenhügel).

2. Die Associationsfasern, durch welche verschiedene Stellen der Grosshirnrinde, die auf ein und derselben Seite liegen, mit einander verbunden sind.

3. Die Commissurenfasern, durch welche die rechte und die linke Hälfte der Grosshirnrinde mit einander verbunden werden; sie gehen durch den Balken und die vordere Commissur.

Die Associations- und Commissurenfasern sind die Leitungsbahnen für psychophysische Processe, die den psychischen Vorgängen (Verarbeitung der Sinnesempfindungen zu Vorstellungen etc.) zu Grunde liegen.

§ 2. Centren des verlängerten Marks.

Das verlängerte Mark ist ein Theil des Centralnervensystems, der für die Erhaltung des Lebens von besonderer Bedeutung ist. Es enthält nämlich Centren zur Regulation gewisser Vorgänge, die die Erhaltung des normalen Stoffwechsels bezwecken (Centren für die Athmung, den Blutkreislauf und die Bewegungen und Secretionen im Verdauungscanal). Die hervorragende Bedeutung dieser Centren für das Leben geht schon daraus hervor, dass Zerstörung des verlängerten Marks sofort den Tod zur Folge hat, während Verletzungen anderer Centren des Centralnervensystems nicht direct lebensgefährlich sind. Die Centren des verlängerten Marks sind schon in der Lehre vom Stoffwechsel erwähnt worden; auch ihre Eigenschaften wurden dort ausführlich beschrieben, so dass es hier genügt, sie noch einmal kurz im Zusammenhang aufzuzählen.

1. **Das Athemcentrum** (siehe S. 73). Von ihm aus werden diejenigen Muskeln in geordneter Weise in Erregung versetzt, die abwechselnd die Inspiration und Exspiration bewirken (Zwerchfell und Intercostales externi für die Inspiration, Intercostales interni für die Exspiration). Seine Erregungsgrösse ist abhängig von dem Athembedürfniss des Körpers, weil Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute als normale Athemreize wirken. Reflectorisch wird der Athemrhythmus regulirt durch centripetale, aus den Lungen zum Centrum leitende Vagusfasern, von denen die inspiratorisch wirksamen Fasern bei der Exspiration, die exspiratorisch wirksamen bei der Inspiration gereizt werden.

2. **Die Centren für die Kreislaufsorgane** (siehe S. 65) und zwar:

a) das Centrum der herzhemmenden Vagusfasern;

b) das Centrum der aus dem Halssympathicus und dem ersten Brustganglion zum Herzen führenden Herzbeschleunigungsfasern;

c) das Centrum für die gefässverengernden Nerven;

d) das Centrum für die gefässerweiternden Nerven.

Diese Centren haben die Aufgabe, durch Veränderung der Schlagzahl und Schlagstärke des Herzens sowie durch Veränderung des Gefässmuskeltonus die Gesammtstärke des Blutstromes und die Blutvertheilung im Körper den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen.

Die Centren der Herzhemmungsfasern und der Vasoconstrictoren sind tonisch innervirt. Sie werden erregt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute. Diese Erregung scheint den Zweck zu haben, bei der Erstickung das Herz durch geringere Thätigkeit vor zu schneller Erschöpfung zu schützen und die durch die verminderte Herzthätigkeit bedingte Herabsetzung des Blutdrucks zu compensiren durch Verstärken des Gefässmuskeltonus.

Auch das Herzbeschleunigungscentrum soll tonisch innervirt sein.

Im Uebrigen vermitteln die Centren der Kreislaufsorgane mannigfache Reflexe, was bei den vielerlei Verrichtungen, durch welche diese Centren die Blutvertheilung dem jeweiligen Bedürfnisse anzupassen haben, begreiflich ist.

3. **Centren für gewisse Bewegungsvorgänge und Secretionen des Verdauungscanals** (siehe Kap. VII und Kap. IX) und zwar:

a) Centren für Beissen, Saugen, Kauen, Schlucken, Erbrechen, vielleicht auch für die Magen- und Darmbewegungen. Von diesen Centren werden die des Beissens, Saugens und Kauens willkürlich vom Grosshirn aus in Erregung versetzt; die anderen unterliegen nicht dem Willen. Das Schlucken erfolgt reflectorisch, wenn der Bissen von der Zunge hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben ist. Das „Leerschlucken“ beruht auf Verschlucken von Speichel und ist ohne Speichel nicht möglich. Das Centrum für den Brechact wird nicht nur reflectorisch, sondern auch durch psychische Einflüsse (Anblick ekelerregender Dinge) erregt.

b) Centren für die Speichelsecretion, vielleicht auch für die Magen-, Darm- und Pankreassecretionen.

Die Erregung dieser Centren erfolgt unwillkürlich und zwar hauptsächlich reflectorisch (durch Einführen der Speisen in den Verdauungscanal), zuweilen auch durch psychische Einflüsse (Anblick schmackhafter Speisen erregt Speichel- und Magensecretion).

4. **Centren für die Schweiss- und Thränensecretion** (siehe S. 94 u. 95).

Auch diese Centren werden nicht willkürlich erregt. Das

Schweisscentrum wird direct erregt durch Temperaturerhöhung (Hitze), sowie durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute (Erstickung). Seine Erregung ist abhängig von psychischen Einflüssen (Angstschweiss).

Die Erregung des Thränensecretionscentrums erfolgt reflectorisch (durch Reizung der Conjunctivalnerven, starke Belichtung des Auges) und durch psychische Einflüsse (Weinen).

5. In der Medulla oblongata findet sich eine Stelle, die zur Glycogen- und Zuckerbildung in der Leber (siehe S. 128) in Beziehung steht; ihre Verletzung (Zuckerstich, Piqûre) hat Diabetes mellitus zur Folge.

6. In der Medulla oblongata soll sich noch ein Centrum befinden, das den Reflexcentren des Rückenmarks übergeordnet ist und diese mit einander verbindet. Das Centrum soll durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute gereizt werden, wodurch Krämpfe der ganzen Körpermusculatur, Erstickungskrämpfe entstehen (daher ist das Centrum auch Krampfcentrum genannt worden).

§ 3. Centren im Kleinhirn, der Brücke, den Vierhügeln und den Basalganglien[1]) des Grosshirns.

Die hier gelegenen Centren vermitteln, soweit ihre Function bisher erkannt ist, die geordneten Bewegungen der Skelet- und der Augenmusculatur. Sie lassen sich eintheilen in zwei Gruppen:

1. **Centren für coordinirte und compensatorische Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts.**

Diese Centren vermitteln eine Reihe von complicirten geordneten Bewegungen, die den Zweck haben, bei den verschiedensten Verrichtungen die Bewegungen der Muskeln zu regeln und den Körper im Gleichgewicht zu erhalten. Wenn z. B. beim Stehen oder Gehen das Gleichgewicht des Körpers gestört ist, so dass er umzufallen droht, so bewirken diese Centren derartige compensatorische Bewegungen der Körpermusculatur, dass dadurch das Gleichgewicht und die normale Haltung wieder hergestellt wird. Bei groben Gleichgewichtsstörungen ist das ohne Weiteres zu beobachten, aber auch bei geringeren Abweichungen von der normalen Haltung erfolgen diese compensatorischen Bewegungen, hier in weniger auffallender Weise und so unbewusst, dass man erst durch die Ausfallerschei-

[1]) Die Basalganglien sind der Thalamus opticus, der Streifenhügel und der Linsenkern.

nungen bei gewissen Erkrankungen darauf aufmerksam geworden ist. Die centripetalen Nerven, die den Centren Aufschluss über die Stellung des Körpers geben, sind:

a) Solche sensible Nerven des ganzen Körpers, die in den Muskeln, Sehnen und Gelenken endigen und über die Stellung der einzelnen Glieder zu einander und über den Grad der Muskelspannung Aufschluss geben.

b) Der Sehnerv, der durch Vermittlung von Gesichtswahrnehmungen die Centren über die Lage des Körpers zu den Gegenständen der Aussenwelt orientirt.

c) Gewisse Fasern des Acusticus, die in den Bogengängen des inneren Ohres endigen. Die Bogengänge sind ein Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Stellungen und Bewegungen des Kopfes.

An der Ausführung der compensatorischen Bewegungen ist fast die ganze Körpermusculatur betheiligt.

Was den Sitz der Centren anlangt, so sollen die coordinirten Bewegungen der unteren Extremitäten, die vorwiegend beim Stehen und den Ortsbewegungen in Betracht kommen, durch das Kleinhirn vermittelt werden; dagegen sollen durch Centren in den Vierhügeln vorwiegend die Bewegungen der Arme und der Hände geregelt werden.

Ueber Sitz und Abgrenzung der Centren im Einzelnen ist noch nichts Sicheres auszusagen, was begreiflich ist, wenn man bedenkt, dass diese Centren eine Verbindung des weitaus grössten Theiles aller sensiblen Nerven mit sämmtlichen motorischen darstellen.

Finden in Folge von krankhaften Veränderungen und Verletzungen Unterbrechungen in den zu- und ableitenden Bahnen für diese Centren oder in den Centren selbst statt, so ist eine Störung der coordinirten Bewegungen des Körpers die Folge. Desshalb werden z. B. bei Rückenmarkschwindsucht, bei der die sensiblen Nerven der unteren Extremitäten gelähmt sind, unzweckmässige Bewegungen beim Gehen ausgeführt. Man nennt das Ataxie. Der Rückenmarkschwindsüchtige kann sich auch nicht mehr aufrecht stehend erhalten, wenn er durch Schluss der Augen sich die einzige noch übrige Möglichkeit nimmt, um sich über seine Stellung zu orientiren.

Ferner kommt es vor, dass jene Centren und ihre Bahnen nur einseitig durch krankhafte Processe gelähmt oder unnatürlich gereizt werden. Die Folge davon ist, dass die Erregungen, die den in Thätigkeit zu versetzenden Muskeln unbewusst zugeleitet werden, auf beiden Seiten ungleich stark sind. Daraus resultiren abnorme Haltungen und Bewegungen des Körpers, die von den normalen Haltungen und Bewegungen abweichen; sie heissen Zwangslagen und Zwangsbewegungen, weil sie unwillkürlich, ja gegen den Willen hervorgebracht werden. Zwangsbewegungen bei Thieren sind z. B. die Reitbahnbewegung, Uhrzeigerbewegung und Rollbewegungen. Bei normalen Individuen lassen sich auch Zwangsbewegungen beobachten, wenn sie in „Drehschwindel“ versetzt werden.

2. Centren für die Augenbewegungen.

Die Centren für die Augenbewegungen liegen alle in den Augenmuskelkernen in der grauen Substanz am Boden des Aquaeductus Sylvii und des vierten Ventrikels (ausgenommen das Centrum für den Lidschluss).

a) Die Centren für die coordinirten Bewegungen beider Augen. Ueber die Function der einzelnen Innervationscentren siehe S. 253. Reflexe, die von diesen Centren vermittelt werden, sind

1. vom Opticus ausgelöste unwillkürliche Augenbewegungen, mit denen man den Blick auf leuchtende Gegenstände richtet oder bewegten Gegenständen mit dem Blicke folgt;

2. Reflexe, die ausgelöst werden von dem Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen (Bogengänge des Ohres, centripetaler Nerv ist der Acusticus). Hierher gehören die compensatorischen Augenbewegungen, die unwillkürlich bei Bewegungen des Kopfes ausgeführt werden, um den Blick auf fixirte Gegenstände gerichtet zu halten.

Zwangsbewegungen der Augen, die bei Erkrankungen dieser Centren und ihrer Bahnen auftreten können, heissen Nystagmus.

b) Centrum für die gemeinschaftliche Innervation der Accomodations-, Convergenz- und Pupillenverengerungsmuskeln. Dieses wird willkürlich erregt bei dem Sehen in die Nähe.

c) Centrum für die Pupillenverengerung. Dieses wird nicht willkürlich, sondern reflectorisch erregt, durch Lichteinfall ins Auge. Centripetaler Nerv ist der Opticus, centrifugale Nerven sind die Oculomotoriusfasern, die zum Sphincter iridis gehen. Die Pupillenverengerung, die nach Lichteinfall eintritt, geht auf beiden Augen gleichmässig vor sich, auch wenn nur in ein Auge mehr Licht einfällt: Consensueller Pupillarreflex.

d) Centrum des Lidschlusses. Dieses wird willkürlich erregt oder reflectorisch. Reflectorische Erregung erfolgt bei Berührung der Cornea oder Conjunctiva (centripetaler Nerv: erster Ast des Trigeminus) oder durch Opticusreizung (Blinzeln). Der centrifugale Nerv ist der Facialis, der den Orbicularis palpebrarum innervirt. Das Centrum sitzt in der Medulla oblongata.

3. Centren für die Wärmeregulation. Von einigen Autoren wird angenommen, dass an der Grenze zwischen Medulla oblongata und Brücke und in den Basalganglien Centren liegen, die die Wärmeregulation (siehe S. 164) vermitteln sollen; indessen ist der Nachweis solcher Centren noch nicht mit voller Sicherheit erbracht.

Ueber die Function der Zirbeldrüse ist nichts bekannt. Sie wird als ein rudimentäres Auge angesehen.

§ 4. Functionen der Grosshirnrinde.

In den Zellen der Grosshirnrinde spielen sich die psychophysischen Processe ab. Die Grosshirnrinde ist der Sitz der Intelligenz. Menschen, deren Grosshirnrinde durch Krankheit zerstört ist, oder Thiere, denen das Grosshirn exstirpirt ist, sind blödsinnig, sie verhalten sich der Aussenwelt gegenüber theilnahmlos, weichen keiner Gefahr aus, suchen nicht selbständig ihre Nahrung auf, sondern zeigen nur noch jene zweckmässigen Reflexbewegungen, die von den niederen Centren des Gehirnes vermittelt werden.

In der Thierreihe ist das Grosshirn um so stärker entwickelt, die Windungen sind um so zahlreicher, je grösser die Intelligenz ist.

Die Frage, ob die verschiedenen psychischen Vorgänge (Empfinden, Denken, Wollen) in verschiedenen Bezirken der Grosshirnrinde localisirt sind, oder ob alle Rindenbezirke in gleicher Weise den psychischen Functionen dienen, wird gegenwärtig von verschiedenen Autoren noch verschieden beantwortet.

An höheren Thieren (besonders Affen und Hunden) hat man die Functionen der einzelnen Rindenbezirke experimentell festzustellen gesucht in zweierlei Weise: entweder durch Beobachtung der Erscheinungen bei localisirter Reizung einzelner Rindenbezirke oder durch Studium der Ausfallerscheinungen nach Exstirpation solcher Bezirke.

Die Methode der localisirten elektrischen Reizung hat ergeben, dass auf der Grosshirnrinde der Thiere eine Zahl bestimmter Felder aufzufinden sind, deren Reizung immer Contraction je einer bestimmten Muskelgruppe zur Folge hat. Diese Felder, motorische Rindenfelder genannt, liegen im Allgemeinen in den Centralwindungen.

Partielle Exstirpationen haben oft Ausfallerscheinungen zur Folge, die freilich meist nicht bleiben, sondern nach einiger Zeit wieder zurückgehen.

Die Ergebnisse der Reiz- und Exstirpationsversuche sind verschieden gedeutet worden: Die Anhänger der Localisationstheorie nehmen an, der Reizeffect sei durch die Reizung der motorischen Centren für die willkürlichen Bewegungen bedingt; die Gegner der Localisationstheorie behaupten, dass bei der Reizung nicht die eigentlichen Centren erregt worden seien, sondern motorische Fasern, die durch den Reizort verlaufen. Die Ausfallerscheinungen nach Exstirpation und die darauf folgende Restitution der Functionen be-

ruhen nach Ansicht der Anhänger der Localisationstheorie darauf, dass das Centrum, in dem die betreffende Function localisirt ist, entfernt wurde, und dass die Functionen dieses Centrums später allmählich von anderen Centren übernommen werden. Die Gegner der Localisationstheorie sehen in der Wiederherstellung der Functionen nach partieller Exstirpation eine Stütze ihrer Ansicht, dass die psychischen Functionen nicht streng localisirt sind; die anfänglichen Ausfallerscheinungen deuten sie als Hemmungserscheinungen, die durch die mit der Verletzung einhergehende Reizung bewirkt sein soll.

Wenn demnach auch die Anschauungen über die Localisation der Functionen in der Grosshirnrinde der Thiere noch nicht ganz übereinstimmen, so liegen doch viele Beobachtungen vor, die es unzweifelhaft erscheinen lassen, dass eine Localisation der psychischen Functionen im Grosshirn des Menschen bis zu einem gewissen Grade besteht.

Die Lehre von der physiologischen Topographie der Grosshirnrinde des Menschen ist gegründet

1. auf anatomische, besonders entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Verlauf der Fasern, durch die die Grosshirnrindenbezirke unter einander, sowie mit anderen Theilen des Centralnervensystems verbunden sind;

2. auf klinische Beobachtungen im Verein mit den Ergebnissen der pathologisch-anatomischen Forschung.

Insbesondere aus den neuesten, vorwiegend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ergiebt sich folgende

Topographie der Grosshirnrinde des Menschen:

Die Grosshirnrindenbezirke des Menschen sind einzutheilen in:

I. Bezirke, die durch Stabkranzfasern mit anderen Theilen des Centralnervensystems verbunden sind.

Es müssen das Bezirke sein, die entweder Reize in andere Theile des Nervensystems entsenden, oder solche aus anderen Theilen aufnehmen. Sie enthalten dementsprechend:

1. Die Ursprünge der motorischen Bahnen, d. s. die Centren, von denen aus die willkürlichen Bewegungen ausgelöst werden.

2. Die Endigungen der sensiblen Bahnen, d. s. die Centren, in denen die bewussten Sinnesempfindungen zu Stande kommen.

Diese Bezirke lassen sich jedoch nicht in rein motorische und rein sensible eintheilen, weil die Ursprünge der motorischen und

Endigungen der sensiblen Bahnen gemischt vorkommen. Die Bezirke mit Stabkranzfasern nehmen etwa ein Drittel der ganzen Rinde ein. Man kennt vier solcher Bezirke, die Sinnessphären genannt werden, weil jede von ihnen durch eine bestimmte Sinnesempfindung characterisirt ist.

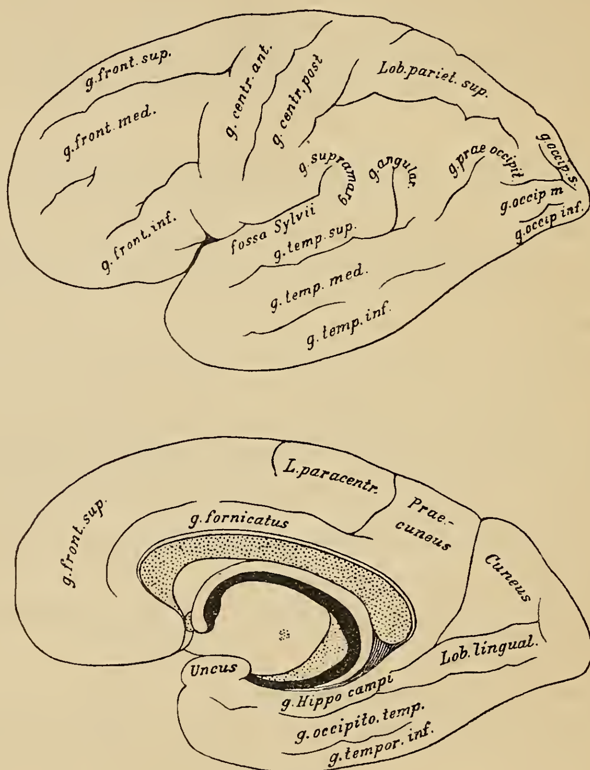


Fig. 25 und 26.
Windungen der Grosshirnrinde.

1. **Die Körperfühlsphäre.** Sie liegt im Gyrus centralis anterior und posterior, den hinteren Theilen der Stirnwindungen, dem Lobus paracentralis und Gyrus fornicatus (vergl. die Fig. 25—28).

Die centripetalen Stabkranzfasern der Körperfühlsphäre sind die indirecten Fortsetzungen der hinteren Wurzeln (Schleifenfasern und vordere Kleinhirnstiele, die durch die ventrolateralen Kerne des Thalamus opticus und von da in den Stabkranz gehen). In der

Körperfühlsphäre kommen die Hautsinnes- und Organempfindungen[1]) zu Stande.

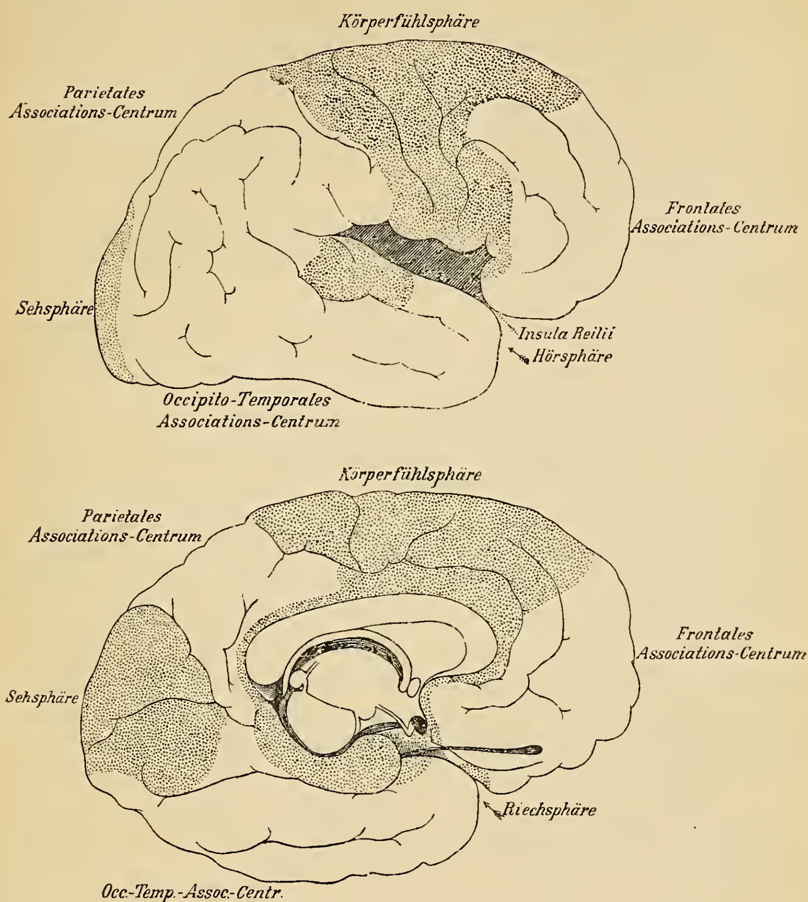


Fig. 27 und 28.

Sinnessphären und Associationscentren der Grosshirnrinde nach Flechsig[2]).

Die Sinnessphären sind punctirt. In Fig. 27 ist, um die Ausdehnung der Hörsphäre zu veranschaulichen, der Schläfelappen etwas nach unten gezogen (so dass die Insel im Schatten zu sehen ist).

---

[1]) Die Möglichkeit ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass einige der unbestimmten Organempfindungen in den niederen Centren des Gehirns zu Stande kommen.

[2]) Die Figuren sind vereinfachte Nachzeichnungen von Fléchsig's Figuren in der Schrift: „Die Localisation der geistigen Vorgänge etc. Leipzig 1896", unter Berücksichtigung einer Correctur, die a. a. O. S. 73 unten und 74 oben angegeben ist.

Die centrifugalen Stabkranzfasern der Körperfühlsphäre sind die Pyramidenbahnen, ihr Ursprung liegt in den Centralwindungen. In den oberen Theilen dieser Windungen entspringen die motorischen Fasern für die unteren Extremitäten, in den mittleren die für die oberen Extremitäten, in den unteren für den Facialis. In dem hinteren Theil der unteren Stirnwindung, und zwar vorwiegend in der linken Grosshirnhemisphäre, liegen die motorischen Centren für die Muskeln, die an der Stimm- und Sprachbildung betheiligt sind (motorisches Sprachcentrum).

Auch die frontalen Grosshirnrindenbrücken-Bahnen (siehe S. 214) sollen zu den centrifugalen Stabkranzfasern der Körperfühlsphäre gehören.

2. **Die Hörsphäre** liegt in der Mitte und im hinteren Theile der oberen Schläfenwindung und in beiden Querwindungen des Schläfelappens.

Die centripetalen Stabkranzfasern der Hörsphäre sind die indirecten Fortsetzungen des Nervus cochlearis (durch die laterale Schleife und den inneren Kniehöcker zum Stabkranz). Der Nervus vestibularis soll nicht mit der Hörsphäre, sondern mit der Körperfühlsphäre verbunden sein. Centrifugale Fasern der Hörsphäre sollen die temporalen Grosshirnrinden-Brückenbahnen sein; über ihre physiologische Bedeutung ist noch nichts Sicheres auszusagen.

3. **Die Sehsphäre** liegt im Cuneus, Lobus lingualis und Occipitalpol. Ihre centripetalen Stabkranzfasern liegen in der Gratioletschen Strahlung (Fortsetzung des Tractus opticus durch den äusseren Kniehöcker in den Stabkranz). Ueber centrifugale Stabkranzfasern dieser Sphäre lassen sich noch keine sicheren Angaben machen.

4. **Die Riechsphäre** liegt in der Basis der Rinde des Stirnlappens, im basalen Theil des Gyrus fornicatus, der Insel, dem Uncus und dem inneren Pol des Schläfelappens.

Die Lage der Schmecksphäre ist noch nicht bekannt.

II. Bezirke ohne Stabkranzfasern, die durch Associations- und Commissurenfasern nur mit anderen Rindenbezirken verbunden sind: Diese Bezirke dienen der Association der Sinnesempfindungen zu Vorstellungen, daher werden sie Associationscentren genannt. Sie umfassen die ganze Rinde ausser den Sinnessphären und zerfallen in:

1. das vordere frontale Associationscentrum;
2. das hintere parietale und occipito-temporale Associationscentrum.

In dem vorderen Associationscentrum sollen die Vorstellungen von der eigenen Person als eines handlungsfähigen Wesens, im hinteren die Vorstellungen von den Objecten der Aussenwelt zu Stande kommen.

Die Bezirke der Grosshirnrinde sind übrigens nicht so scharf gegen einander abgegrenzt, wie es nach der Zeichnung Fig. 27 u. 28 scheinen könnte, sondern sie gehen allmählich in einander über.

Ueber die Natur der den psychischen Vorgängen zu Grunde liegenden psycho-physischen Processe ist noch nichts bekannt. Die Erforschung dieser Processe hat bisher nur einige Daten über den zeitlichen Verlauf derselben geliefert.

Reactionszeit ist die Zeit, die vergeht vom Beginn der Einwirkung eines Sinnesreizes bis zu einer möglichst schnell darauf folgenden beabsichtigten Muskelbewegung, z. B. einer Fingerbewegung, deren Beginn zeitlich registrirt wird.

Die Angaben über die Grösse der Reactionszeit lauten:

für optischen Reiz	0,15—0,22	Sec.
„ acustischen „	0,12—0,18	„
„ für Tastreiz	0,09—0,19	„
„ Geschmackreiz	0,16—0,22	„

Die Reactionszeit ist bei Reizung von solchen sensiblen Bezirken, die grosse Uebung haben, z. B. Netzhautmitte, Fingerkuppe, kleiner als bei Reizung ungeübter Bezirke (Netzhautperipherie, Haut des Arms). Sie hängt ferner ab von dem Grade der Aufmerksamkeit und der Einübung, sowie von der psychischen Stimmung. Darauf beruhen wohl auch individuelle Verschiedenheiten.

Wenn, wie in der Astronomie, eine sehr genaue Zeitregistrirung vorgenommen werden soll, dadurch, dass die registrirende Person den Durchtritt eines Sternes durch das Fadenkreuz des Fernrohrs markirt, so muss der Einfluss der Reactionszeit berücksichtigt werden. Die individuellen Verschiedenheiten der Reactionszeit bringen die Astronomen als „persönliche Gleichung“ in Rechnung.

Je complicirter die psychischen Processe sind, die zwischen Reizeinwirkung und Reaction erfolgen, je grösser die zur Reaction nöthigen Ueberlegungen sind, desto grösser ist die Zeit vom Beginn der Sinnesreizung bis zur Reaction.

Die Erörterung der psychischen Erscheinungen selbst (Empfinden, Denken, Wollen, Aufmerksamkeit, Gedächtniss u. s. f.) ist Aufgabe der Psychologie.

Die Unterbrechung der psychischen Functionen durch den **Schlaf** ist zurückzuführen auf Ruhe der Nervenzellen der Grosshirnrinde. Wie diese Ruhe zu Stande kommt, ist noch nicht erklärt. Die Annahme, dass der Nachlass der Thätigkeit der Zellen auf Ermüdung oder auf Blutleere der Hirngefässe beruhe, erklärt nicht alle Erscheinungen des Schlafes. Der Schlaf hängt auch ab

von Sinneserregungen. Man kann einen Menschen in Schlaf versetzen, wenn man die Sinnesreize möglichst vom Körper fern hält. Gewohnte Sinneseindrücke stören nicht im Schlafe, wohl aber ungewohnte; ja unter Umständen wirkt sogar das Aufhören gewohnter Sinneserregungen störend. (Der Müller wird wach, wenn die Mühle still steht!)

Im Schlafe fallen nur die Grosshirnfunctionen aus; andere Centren des Centralnervensystems (Reflex- und Coordinationscentren) können thätig bleiben. Die Lider sind im Schlafe geschlossen, die Augen nach innen und oben gedreht, die Pupillen verengt, die Athmung verlangsamt. Der Stoffwechsel ist im Schlafe geringer als im wachen Zustande.

Träume beruhen auf unvollständigem Schlafe.

Abnorme Arten von partiellem Schlafe sind der Somnambulismus und der Hypnotismus.

Anhang: **Chemische Zusammensetzung und Stoffwechsel der nervösen Centralorgane.**

Die weisse Substanz des Centralnervensystems enthält:

Wasser 69%; feste Bestandtheile 31%, darunter:

Eiweiss und Collagen 8%, Lecithin 3%; Cholesterin und Fette 15%, Protagon 3%; ausserdem noch einige in Aether unlösliche stickstoff- und phosphorhaltige Substanzen (z. B. Nucleïn, Neurokeratin, Jecorin) 1,5%, Salze 0,2%.

Die graue Substanz enthält:

Wasser 82%; feste Bestandtheile 18%, darunter:

Eiweiss und Collagen 10%, Lecithin 3%, Cholesterin und Fette 3,5%, Cerebrin und in Aether unlösliche Substanzen 1%, Salze 0,5%.

Ueber die Stoffwechselvorgänge im Rückenmark und Gehirn ist nichts Näheres bekannt. Die Stoffwechselgrösse wird nicht nachweisbar durch geistige Arbeit verändert. Die reiche Blutzufuhr zum Gehirn und die Thatsache, dass Hemmung der Blutzufuhr nach wenigen Minuten die Nervenzellen lähmt, weist aber darauf hin, dass die Stoffwechselvorgänge sehr lebhaft sind.

Die Cerebrospinalflüssigkeit, die das Centralnervensystem umspült und seine Höhlen ausfüllt, ist eine Flüssigkeit von 1,005 spec. Gewicht. Sie enthält 1—1,5% feste Stoffe, darunter nur Spuren oder gar kein Eiweiss. Dagegen findet man in ihr einen Kupferoxyd reducirenden Stoff, der Brenzkatechin zu sein scheint.

Kapitel XIX. Die peripheren Nerven und der Sympathicus.

§ 1. Rückenmarksnerven.

Die Rückenmarksnerven verlassen das Rückenmark durch die vorderen und hinteren Wurzeln.

Die vorderen Wurzeln sind motorisch, die hinteren überwiegend

sensibel (Bell'scher Lehrsatz), indess enthalten die hinteren auch einige motorische Nerven für die Musculatur der Baucheingeweide.

Die zu einem Muskel ziehenden Nervenfasern liegen nicht schon in den motorischen Wurzeln zusammen, sondern ein Muskel erhält aus verschiedenen vorderen Wurzeln motorische Fasern, die sich in den Nervengeflechten (Plexus) der peripheren Nerven zusammenfinden, und von da erst gemeinsam in einem Nervenstamm verlaufen.

In den vorderen Wurzeln liegen Fasern zusammen, deren gleichzeitige Reizung Bewegungen ganzer Muskelgruppen zu Stande bringt, die gewissen geordneten Bewegungen, die im Leben öfter vorkommen, gleichen. Bei Reizung der 1. Dorsalwurzel hat man z. B. beim Affen eine Bewegung des Armes, ähnlich der beim Pflücken einer Frucht gemachten, beobachtet, bei Reizung der 7. Cervicalwurzel Bewegung des Armes, ähnlich einem Klimmzug, bei Reizung der 6. Cervicalwurzel wurde die Hand zum Munde geführt. Vielleicht liegen die Ursprungszellen dieser Nerven im Rückenmark zusammen in besonderen Zellenhaufen, die als Coordinationscentren angesehen werden können. Von diesen Centren aus verlaufen die Nervenfasern zunächst eine Strecke weit bis zu den Plexus noch zusammen.

Die Function der einzelnen Rückenmarksnerven ergiebt sich im Uebrigen aus ihren anatomischen Verbindungen.

§ 2. Gehirnnerven.

1. Der **Olfactorius** ist der Riechnerv. Der Bulbus olfactorius ist das subcorticale Centrum des Nerven; in ihm sind Zellen in die Bahnen eingeschaltet.

2. Der **Opticus** ist der Sehnerv. Die Sehnervenfasern treten im Tractus opticus aus dem Gehirn aus, ihre nächsten Ursprungskerne liegen im Gehirn in den vorderen Vierhügeln und im lateralen Kniehöcker; diese Theile sind in Verbindung einerseits durch Stabkranzfasern mit der Grosshirnrinde, anderseits mit den weiter hinten gelegenen Kernen des Gehirns, besonders den Kernen der Augenmuskelnerven. Die Tractus optici gehen in's Chiasma über, wo die Fasern wahrscheinlich sich theilweise kreuzen; danach verlaufen sie als Nervi optici in's Auge. Durch die partielle Kreuzung im Chiasma ist es bedingt, dass die innere Hälfte jeder Netzhaut von Fasern innervirt wird, die von der entgegengesetzten Seite des Gehirns kommen, die äussere von Fasern aus derselben Seite.

3. Der **Oculomotorius,** 4. **Trochlearis** und 6. **Abducens** sind die motorischen Nerven für die äussere und innere Augenmusculatur (ausgenommen Dilatator pupillae) und den Levator palpebrae superioris. Der Trochlearis innervirt den Obliquus superior, der Abducens den Rectus externus, der Oculomotorius alle übrigen.

5. Der **Trigeminus** enthält:

1. sensible Fasern für den ganzen Kopf mit Ausnahme des Rachens und Ohres, die vom Glossopharyngeus und Ramus auricularis vagi versorgt werden;

2. motorische für die Kaumuskeln (Temporalis, Pterygoideus internus, externus, Masseter) sowie für den Tensor palati mollis, Mylohoideus, vorderen Bauch des Digastricus und Tensor tympani;

3. secretorische für die Thränendrüsen.

Der Ramus lingualis trigemini enthält noch secretorische Fasern (für die Unterkiefer- und Zungenspeicheldrüse), ferner vasodilatatorische und Geschmacksfasern, die aber ursprünglich mit dem Facialis und Glossopharyngeus aus dem Gehirn austreten und durch die Chorda tympani zum Lingualis gelangen. Ausserdem enthält der Trigeminus vasomotorische Nerven und secretorische für die Schweissdrüsen des Gesichts, die aber aus dem Sympathicus stammen.

7. Der **Facialis** enthält motorische Fasern für die ganze Gesichtsmusculatur, für den Stylohoideus und hinteren Bauch des Digastricus, für den Musculus stapedius, ferner Fasern, die durch den Nervus petrosus superficialis major zum Ganglion sphenopalatinum, von da zum Musculus levator palati mollis und Azygos uvulae gehen.

Ferner enthält der Facialis secretorische und vasodilatatorische Fasern, die in der Chorda tympani zum Lingualis und mit diesem zu den Speicheldrüsen gehen.

9. Der **Acusticus** enthält im Nervus cochlearis die Gehörnerven, ausserdem im Nervus vestibularis Fasern, die von den Bogengängen des inneren Ohrs, dem Organ für den Gleichgewichtssinn, zum Gehirn ziehen, und die reflectorisch die coordinirten Bewegungen des Körpers zur Erhaltung des Gleichgewichtes beeinflussen.

9. Der **Glossopharyngeus** enthält:

1. sensible Fasern für den hinteren Theil der Zunge, Gaumenbögen, Tonsillen, Rachen, Kehldeckel;

2. motorische für den Musculus stylopharyngeus und Constrictor pharyngis medius;

3. die Geschmacksnerven, von denen die für den hinteren Theil der Zunge direct dorthin gelangen, während die für den vorderen Theil der Zunge vom Ganglion petrosum des Glossopharyngeus durch den Plexus tympanicus zum Ganglion geniculi des Facialis, von da durch die Chorda tympani zum Lingualis gehen. Geschmacksfasern sollen ferner auch vom Glossopharyngeus durch den Plexus tympanicus und die Jacobson'sche Anastomose zum Nervus petrosus superficialis minor, Ganglium oticum und Lingualis u. s. w. gehen;

4. secretorische Fasern, die durch den Nervus Jacobsonii und den Nervus petrosus superficialis minor u. s. w. zur Parotis gehen.

10. **Vagus** und 11. **Accessorius** bilden zusammen einen gemischten Nerven, dessen centrifugale Fasern aus dem Accessorius dessen centripetale aus dem Vagus stammen.

Der äussere Ast des Accessorius enthält motorische Fasern für den Musculus sternocleidomastoideus und Cucullaris. Der gemeinschaftliche Vago-Accessorius sendet Fasern:

1. Zum Circulationsapparat:

a) die herzhemmenden Fasern;

b) sensible und reflectorisch wirksame (depressorische) zum Herzen.

2. Zum Respirationsapparat:

a) motorische für die Kehlkopfmusculatur (im Laryngeus superior für den Cricothyreoideus, im Recurrens für die übrigen Muskeln) und für die Bronchialmuskeln;

b) sensible für den Kehlkopf (Laryngeus sup.), Trachea und Lungen.

3. Zu den Baucheingeweiden:

a) motorische für die Oesophagus- und Magenbewegung und Peristaltik;

b) sensible für den Schlund und Magen;

c) secretorische Fasern für den Magen, vielleicht auch für die Darmdrüsen und für die Bauchspeicheldrüse.

Ausserdem soll der Vagus Fasern enthalten, die zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehen.

12. Der **Hypoglossus** ist der motorische Nerv für die Zungenmusculatur.

§ 3. Sympathicus.

Der Sympathicus steht mit dem Centralnervensystem in Verbindung durch die Rami viscerales oder communicantes, die von den Stämmen der peripheren Nerven zu den Sympathicusganglien ziehen. Der Sympathicus enthält die vasomotorischen Fasern für den ganzen Körper. Diese gehen entweder direct zu den Gefässen oder gesellen sich vielfach erst zu den peripheren Nerven und verlaufen mit ihnen gemeinsam. Aehnlich wie die Gefässnerven verlaufen secretorische Nerven für die Schweissdrüsen im Sympathicus.

Ausserdem enthält der Sympathicus:

1. Im Halstheil:

a) Fasern für die Pupillenerweiterung;

b) secretorische Fasern für Speichel- und Thränendrüsen;
c) herzbeschleunigende Nerven.

2. Im Brusttheil:
a) Herzbeschleunigungsnerven (aus dem ersten Brustganglion);
b) die Nervi splanchnici, welche sensible Nerven für den Darm und Hemmungsnerven für die Peristaltik enthalten.

Die sämmtlichen motorischen Fasern, die der Sympathicus enthält, können nicht willkürlich erregt werden.

Kapitel XX. **Allgemeines über die Sinnesorgane.**

Die Sinnesorgane sind Apparate, in denen periphere sensible Nerven endigen und die durch innere oder äussere auf sie wirkende Einflüsse erregt werden. Die sensiblen Nerven nehmen dann die Erregungen auf und leiten sie den nervösen Centralorganen zu.

Adäquater Reiz des Sinnesorgans heisst der Reiz, der das Organ gewöhnlich erregt [1]) und zu dessen Aufnahme das Organ speciell gebaut ist.

Der adäquate Reiz für das Auge sind z. B. gewisse Aetherschwingungen, für das Ohr gewisse Luftschwingungen.

Die Erregung der Sinnesnerven bewirkt in den Zellen der Grosshirnrinde, denen sie zugeleitet wird, das Zustandekommen einer **Empfindung.**

Die Empfindungen können wir hinsichtlich ihrer **Qualität** und **Intensität** von einander unterscheiden.

Als qualitativ verschieden unterscheiden wir z. B. die verschiedenen Farbenempfindungen, Tonempfindungen, Geruchsempfindungen u. s. f., als intensiv verschieden, z. B. bei der Lichtempfindung hell und dunkel, bei der Schallempfindung laut und leise.

Gesetz der specifischen Energie der Sinnesnerven: Die Qualität der Empfindung ist für jeden einzelnen Sinnesnerven eine bestimmte, unabhängig von der Art des Reizes.

So bewirkt z. B. Erregung des Opticus immer Lichtempfindung, einerlei, ob sie durch den adäquaten Reiz oder durch andere Reize (z. B. mechanische, elektrische) hervorgebracht wird.

Wodurch die specifische Energie der einzelnen Sinnesgebiete bedingt ist, ist uns vollständig unbekannt. Verschiedenheiten im

---

[1]) Man kann die Sinnesnerven auch durch andere Reize, als die adäquaten, erregen. So erhält man z. B. Lichtempfindung bei mechanischer Reizung des Opticus (Druck auf den Augapfel) oder bei Durchleitung eines elektrischen Stromes.

Bau oder in den physiologischen Erregungsvorgängen der nervösen Elemente (Fasern und Zellen), auf denen die Verschiedenheit der specifischen Energien der Sinnesgebiete beruhen könnte, kennen wir nicht.

Zu beachten ist, dass dem adäquaten Reiz nicht objectiv die Qualität der Empfindung anhaftet, die er hervorruft. Die Aetherschwingungen z. B., die auf's Auge wirken, haben an sich nichts mit dem Begriff Licht zu thun. Der Begriff Licht existirt nur vom Standpuncte der subjectiven inneren Anschauung.

Die Intensität der Empfindung ist unter sonst gleichen Bedingungen abhängig von der Intensität des Reizes.

Reizschwelle heisst der eben merkliche Reiz, **Unterschiedsschwelle** heisst der eben merkliche Unterschied der Intensität zweier Reize oder auch der eben merkliche Reizzuwachs.

Die Grösse der Unterschiedsschwelle variirt mit der absoluten Grösse der Reizintensität. Der eben merkliche Reizzuwachs ist proportional der absoluten Reizgrösse: Weber's Gesetz.

Nach Fechner's psycho-physischem Gesetz stehen die Empfindungsgrössen zu den Reizgrössen in gleichem Abhängigkeitsverhältniss wie die Logarithmen zu ihren Numeris. Die Gültigkeit des Fechner'schen Gesetzes wird allerdings von vielen Autoren bestritten.

Auch gegen die Allgemeingültigkeit des Weber'schen Gesetzes sind Einwendungen gemacht worden.

Ausser der Intensität und Qualität kann man bei den Empfindungen noch unterscheiden die zeitliche Beschaffenheit (Dauer) und bei einigen (Gesichts- und Hautsinn) auch die räumliche Beschaffenheit (Ort und Ausdehnung der Empfindung).

Kapitel XXI. **Der Gesichtssinn.**

Der adäquate Reiz für das Auge sind gewisse Aetherschwingungen, Licht genannt, weil sie Lichtempfindung hervorrufen.

Damit ein Gegenstand deutlich gesehen wird, müssen von ihm Lichtstrahlen ausgehen, die durch die Lichtbrechung im Auge zu einem umgekehrten reellen Bilde des Gegenstandes genau auf der Netzhaut vereinigt werden. In den Stäbchen und Zapfen der Netzhaut liegen die Endigungen des Sehnerven, deren Erregung Lichtempfindung hervorruft. Die Stäbchen und Zapfen sind ein Mosaik von Nervenelementen, von denen jedes durch auffallende Lichtpuncte einzeln erregt werden kann. Verschiedene Objectpuncte können daher durch Erregung verschiedener Netzhautstellen ver-

schiedene, von einander unterscheidbare Lichtempfindungen hervorrufen und desshalb getrennt von einander gesehen werden.

§ 1. Dioptrik (Lichtbrechung) des Auges.

Physikalische Vorbemerkungen.

Geht ein Strahl (S_1 Fig. 29) aus einem Medium M_1 in ein anderes M_2 von anderer Dichte über, so wird er an der Trennungsfläche der Medien (im Durchschnitt bei f) gebrochen, d. h. er erhält eine andere Richtung (S_2). Der Winkel α, den S_1 mit einem Loth l auf der Fläche f bildet, heisst Einfallswinkel, der Winkel β, den S_2 mit l bildet, heisst Brechungswinkel. Der Sinus des Einfallswinkels dividirt durch den Sinus des Brechungswinkels ist für zwei bestimmte Medien eine Constante, die **Brechungsindex** genannt wird. Man pflegt den Brechungsindex eines Mediums anzugeben für den Fall, dass das Licht aus Luft in das betreffende Medium übergeht.

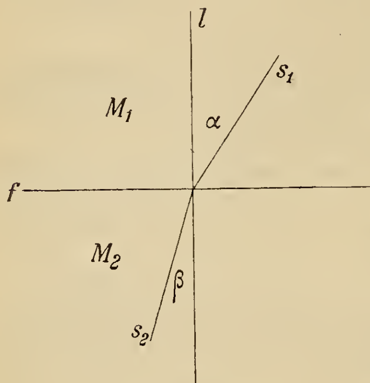


Fig. 29.

2. Homocentrische Strahlen, d. h. Strahlen, die von einem leuchtenden Objectpuncte kommen, werden, wenn sie auf eine sphärische Trennungsfläche zwischen zwei Medien fallen, so gebrochen, dass sie nach der Brechung entweder sich in einem Puncte, dem reellen Bildpuncte, schneiden oder nach rückwärts verlängert in einem virtuellen Bildpuncte zusammentreffen. Dies gilt allerdings streng genommen nur für einen Theil des Strahlenbündels, nämlich für die Strahlen, die annähernd senkrecht auf die Fläche fallen.

3. Bei Brechung an einer sphärischen Trennungsfläche gilt für den Abstand des Objectpunctes und des Bildpunctes von der Fläche die Beziehung:

$$\frac{n_1}{a_1} + \frac{n_2}{a_2} = \left(\frac{n_2 - n_1}{r}\right),$$

worin n_1 der Brechungsindex des ersten, n_2 der des zweiten Mediums, r der Radius der sphärischen Fläche, a_1 der Objectabstand, a_2 der Bildabstand ist. In der Formel ist r positiv zu setzen, wenn die Convexität, negativ, wenn die Concavität der Krümmung nach der Seite des Strahleneinfalls sieht; a_1 ist positiv, wenn die Strahlen divergent einfallen, d. h. von einem reellen Objectpuncte kommen, negativ, wenn sie convergent einfallen, d. h. zu einem virtuellen Objectpuncte gehen. a_2 wird positiv für einen reellen, negativ für einen virtuellen Bildpunct. In Fig. 30, in der O der Objectpunct, B der Bildpunct, C der Kugelmittelpunct ist, sind alle Werthe positiv. Mit der Formel lässt sich die Lage eines Bildes bei gegebener Lage des Objects berechnen. Die Formel lehrt überdies, dass ein Object, das in den Bildpunct B gesetzt wird, sein Bild in dem vorherigen Objectpunct O hat. Zwei Puncte, von denen der eine als Bildpunct zum anderen als Objectpunct zugehört, heissen **conjugirte Puncte.**

Die Richtung, in welcher der zu einem bestimmten Objectpunct gehörige Bildpunct liegt, erhält man, wenn man vom Objectpunct durch den

Kugelmittelpunct C eine Gerade zieht. Diese Gerade heisst Hauptstrahl oder **Richtungsstrahl**, der Kugelmittelpunct heisst daher der Kreuzungspunct der Richtungsstrahlen oder **Knotenpunct.** Den durch den Scheitel der brechenden Fläche gezogenen Richtungsstrahl nennen wir die **optische Achse.**

4. Strahlen, die parallel der optischen Achse sind, können als von einem unendlich weit entfernten, in der Achse liegenden Objectpuncte kommend angesehen werden; sie vereinigen sich nach der Brechung in einem Punct der optischen Achse, den wir **zweiten Brennpunct** nennen; der Ab-

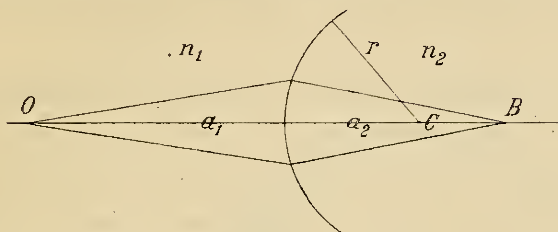


Fig. 30.

stand dieses Punctes von der Fläche heisst zweite Brennweite. Strahlen, die nach der Brechung der optischen Achse parallel laufen, gehen vor der Brechung durch den **ersten Brennpunct**, dessen Abstand von der Fläche erste Brennweite heisst. Da in der Formel für diese Fälle a_1 oder a_2 gleich ∞ sind, so ergiebt sich für die Brennweiten, die mit f_2 und f_1 bezeichnet werden sollen:

$$f_2 = \frac{n_2 \cdot r}{(n_2 - n_1)}; \quad f_1 = \frac{n_1 \cdot r}{(n_2 - n_1)}.$$

Die Ebenen, die in den Brennpuncten auf der optischen Achse senkrecht stehen, heissen B r e n n e b e n e n.

5. Construction des Bildes zu einem gegebenen Object. Es sei mm eine sphärische Fläche mit dem Mittelpunct K, die die Medien M_1 und M_2

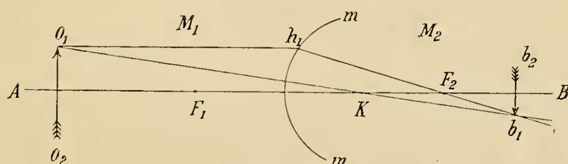


Fig. 31.

trennt. AB ist die optische Achse des Systems, F_2 der zweite Brennpunct, F_1 der erste Brennpunct. Um das Bild des Objectpunctes O_1 zu finden, wird ein Richtungsstrahl O_1K gezogen, ferner eine der optischen Achse parallele Linie, die die Fläche in h_1 schneidet; von h_1 wird eine Gerade durch F_2 gezogen; wo sie die Verlängerung von O_1K schneidet, ist der gesuchte Bildpunct b_1. Analog wird der Bildpunct b_2 für den Objectpunct O_2 gefunden. Das erhaltene Bild ist in diesem Falle reell und umgekehrt.

6. Aus der Fig. 31 ergiebt sich ohne Weiteres, dass die Objectgrösse zur Bildgrösse sich verhält wie der Abstand des Objects vom Knotenpunct K zu dem Abstande des Bildes von K.

7. Ein optisches System kann auch aus mehreren sphärischen Trennungsflächen zwischen verschieden brechenden Medien bestehen. Liegen die Mittelpuncte der Flächen alle auf einer geraden Linie, so heisst das System **centrirt**; die Gerade, auf der die Mittelpuncte liegen, ist die optische Achse. Die brechende Wirkung eines derartigen Systems lässt sich beurtheilen, wenn man die Wirkung der einzelnen Flächen nach einander nach den oben gegebenen Formeln berechnet.

8. Als **Sammelsystem** bezeichnet man ein System, das die einfallenden Strahlen convergenter macht. (Parallele Strahlen werden convergent, convergente stärker convergent, divergente je nach dem Grade der Divergenz weniger divergent oder parallel oder convergent.)

I. Das dioptrische System des normalen ruhenden Auges.

Das dioptrische System des Auges ist ein Sammelsystem von drei annähernd centrirten sphärischen Trennungsflächen zwischen vier Medien. Die Medien sind: Luft, Kammerwasser (Humor aqueus), Linse, Glaskörper. Die Trennungsflächen sind: Vordere Hornhautfläche, vordere Linsenfläche, hintere Linsenfläche. Die optische Achse wird Augenachse genannt (siehe Fig. 32 f_1 f_2).

Die hintere Hornhautfläche bleibt unberücksichtigt, weil das Brechungsvermögen der Hornhaut gleich dem des Kammerwassers angesehen werden darf.

Der Brechungsindex des Kammerwassers und Glaskörpers beträgt 1,34, der der Linse 1,44.

Der Radius der Hornhautfläche beträgt 8 mm, der vorderen Linsenfläche 10 mm, der hinteren Linsenfläche 6 mm.

Der Abstand des Hornhautscheitels vom vorderen Linsenscheitel beträgt 3,6 mm, die Linsendicke 3,6 mm. Die Netzhaut liegt rund 15 mm hinter der hinteren Linsenfläche.

Aus diesen Grössen lässt sich die dioptrische Wirkung des Systems berechnen.

Die Brechungsindices sind nur an Leichenaugen, die Radien und Abstände der Flächen auch beim lebenden Menschen bestimmbar.

Die Linse hat einen zwiebelartig geschichteten Bau; die einzelnen Schichten haben verschiedenen Brechungsindex, der Brechungsindex nimmt nach der Mitte zu. In Folge der Schichtung ist der wirkliche Gesammtbrechungsindex etwas grösser als das Mittel der Brechungsindices aller Schichten.

Die Radien werden berechnet aus der Grösse der Spiegelbilder, die von bekannten Objecten durch Spiegelung an den Flächen entstehen. Zur genauen Messung der Grösse der Spiegelbilder dient ein von Helmholtz erfundener Apparat, das Ophthalmometer.

Durch Rechnung lässt sich zeigen, dass der dioptrische Effect des Auges auch erreicht würde durch ein einfacheres System, in dem die Linse fehlte und ersetzt wäre durch Glaskörper, und in dem der durch's Fehlen der Linse bedingte Ausfall an Brechkraft

ersetzt wäre durch stärkere Krümmung und andere Lage der einzigen noch bleibenden brechenden Fläche, d. i. der Hornhautfläche. Das System wäre so reducirt auf eine sphärische Trennungsfläche zwischen zwei Medien (weil Kammerwasser und Glaskörper gleichen Brechungsindex haben). Der Radius dieser Fläche beträgt 5,017 mm, die Entfernung ihres Mittelpunctes (des Knotenpunctes) vom Hornhautscheitel des wirklichen (nicht reducirten) Auges 7,16 mm. Das vereinfachte System heisst **reducirtes oder schematisches Auge**, es dient zur Erleichterung der Betrachtung der Brechung im Auge. In Fig. 32 ist ll die Lage der Trennungsfläche des reducirten Auges.

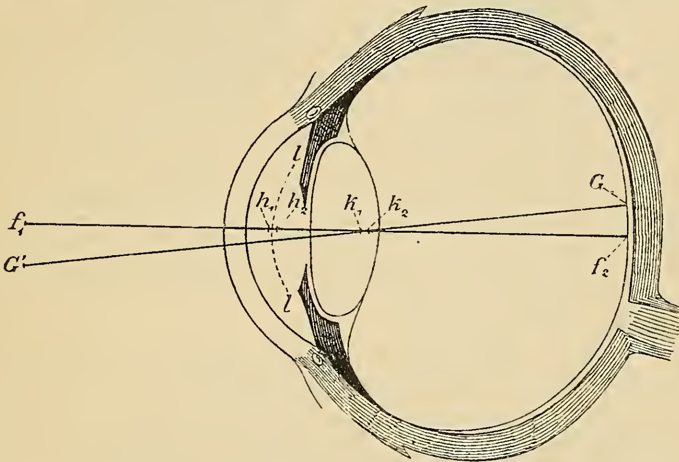


Fig. 32.
Schematisches Auge mit den Cardinalpuncten (siehe Text). GG': Gesichtslinie.

Streng genommen ergiebt die Rechnung, dass für das System des Auges zwei Knotenpuncte (K_1 und K_2 Fig. 32, 6,96 und 7,37 mm hinter dem Hornhautscheitel) anzunehmen sind, die aber einander so nahe liegen, dass man sie als einen Knotenpunct ansehen darf. Die beiden Knotenpuncte sind durch folgende Eigenschaft characterisirt: Ein Strahl, der vor der Brechung in der Richtung auf den ersten Knotenpunct geht, geht nach der Brechung parallel seiner früheren Richtung durch den zweiten Knotenpunct. Entsprechend den beiden Knotenpuncten ergiebt die Berechnung ferner auch zwei sphärische Flächen. Die Schnittpuncte der optischen Achse mit diesen Flächen nennt man Hauptpuncte (h_1 und h_2 Fig. 32). Der erste Hauptpunct liegt 1,94 mm, der zweite 2,36 mm hinter dem Hornhautscheitel. Hauptebenen heissen die auf der optischen Achse senkrecht in den Hauptpuncten gelegenen Ebenen. Die Hauptebenen sind als conjugirte Ebenen aufzufassen mit der Besonderheit, dass von einem Object, das vor der Brechung in der ersten Hauptebene stehend gedacht ist, nach der Brechung ein dem Object gleich gerichtetes und gleich grosses Bild in der zweiten Ebene entstehen würde.

Die Knoten-, Haupt- und Brennpuncte (siehe unten) des Auges werden auch zusammen die Cardinalpuncte genannt.

Mit Hülfe des reducirten Auges lässt sich der Gang der Strahlen im Auge in der vorhin (S. 234) angegebenen Weise construiren.

Der zweite Brennpunct des Auges liegt 22,23 mm hinter, der erste 12,92 mm vor dem Hornhautscheitel (f_2 u. f_1 Fig. 32). Die zweite Brennebene fällt genau in die Netzhaut. Bilder von unendlich weit entfernten Objecten entstehen also auf der Netzhaut. Das normale ruhende Auge kann daher unendlich weit entfernte Objecte deutlich sehen.

II. **Die Accommodation.**

Nahe Objectpuncte haben ihr Bild hinter der Netzhaut des ruhenden Auges; von ihnen entsteht auf der Netzhaut kein Bildpunct, sondern ein beleuchteter Kreis, ein Zerstreuungskreis, weil die Strahlen sich hier noch nicht vereinigt haben. Da Zerstreuungskreise benachbarter Objectpuncte sich theilweise überdecken, so ist das Bild naher Objecte auf der Netzhaut nicht scharf. Daher kann das ruhende Auge nahe Objecte nicht deutlich sehen.

Um auch von nahen Objecten scharfe Bilder auf der Netzhaut zu erhalten, verstärkt das Auge seine brechende Wirkung durch stärkere Krümmung der Linsenflächen. Dieser Vorgang heisst **Accommodation** für die Nähe.

Im Zustande stärkster Accommodation beträgt der Radius der vorderen Linsenfläche 6 mm, der der hinteren 5,5 mm; der vordere Linsenscheitel ist etwas nach vorn gerückt, der hintere an seiner Stelle geblieben. Für diesen Zustand ist auch ein reducirtes Auge zu berechnen; der Radius der sphärischen Trennungsfläche desselben beträgt 4,53 mm, ihr Mittelpunct liegt 6,79 mm hinter dem Hornhautscheitel. In diesem Zustande entstehen auf der Netzhaut scharfe Bilder von Objecten, die in 120 mm Entfernung vor dem Hornhautscheitel stehen.

Purkinje-Sanson'sche Spiegelbilder: Die Aenderung der Linsenkrümmung äussert sich in der Veränderung der Grösse und Lage der Bilder, die von den Flächen gespiegelt werden. Von einem Kerzenlicht, das man zur Seite eines Auges aufstellt, sieht man, wenn man von der anderen Seite her in das Auge blickt, drei Spiegelbilder (Fig. 33 F); 1. das Hornhautbild, aufrecht hell; 2. das vordere Linsenbild neben und etwas hinter dem ersten aufrecht, grösser und lichtschwächer als das erste; 3. das kleine und umgekehrte hintere Linsenbild. Beim Sehen in die Nähe werden 2 und 3 kleiner, und 2 rückt näher an 1 (Fig. 33 N), was durch die stärkere Krümmung der Linsenflächen bewirkt wird.

Scheiner's Versuch. Man blickt mit einem Auge durch zwei dicht neben einander stehende Löcher in einem Carton in der Richtung nach einem nahen leuchtenden Punct. Blickt man an dem Punct vorbei in die Ferne, so sieht man den leuchtenden Punct doppelt, blickt man auf den leuchtenden Punct, so sieht man ihn einfach. Von den Strahlen des Punctes gehen zwei dünne Strahlenbündel durch die Löcher in's Auge, die sich beim accommodirten Auge zu einem Bildpunct in der Netzhaut vereinigen, beim nicht accommodirten Auge aber zwei verschiedene Netzhautstellen beleuchten, weil sie sich erst hinter der Netzhaut zu einem Bildpunct vereinigen.



Fig. 33.

Mechanismus der Accommodation. (Vergl. Fig. 34.) Die Linse L liegt eingeschlossen zwischen den beiden Blättern der Linsenkapsel. Die Blätter der Kapsel gehen am Linsenrande über in die Zonula

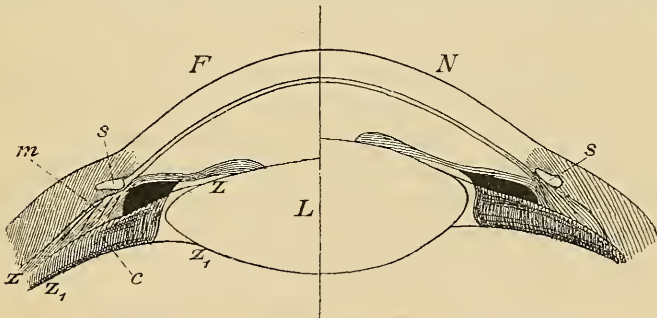


Fig. 34.
Gestaltveränderung der Linse bei der Accommodation nach Helmholtz.
F: Ferne. N: Nähe. m: Musc. ciliaris. ZZ, Z_1Z_1: Zonula Zinnii. c: Ciliarfortsatz.
L: Linse.

Zinnii ZZ und Z_1Z_1, eine faltige Membran, deren Peripherie verwachsen ist mit der Aderhaut an der Stelle, wo die Aderhaut in das Corpus ciliare c übergeht. Der intraoculare Druck, der durch Transsudation von Gewebsflüssigkeit aus den Blutgefässen ins Augeninnere entsteht, bewirkt, dass die Augenhäute gespannt und daher auch der Umkreis, in dem die Zonula an der Aderhaut inserirt, gedehnt wird. Dadurch werden die Zonula und mit ihr die Linsenkapselblätter gespannt, die Linse in der Richtung von vorne nach

hinten zusammengedrückt und abgeflacht. Das ist der Zustand der Linse im ruhenden Auge (Fig. 34 F).

Die Fasern des Accommodationsmuskels m (Musculus tensor chorioideae oder ciliaris) gehen im Ciliarkörper von der Insertionsstelle der Zonula zu der Stelle, wo die Aderhaut mit der Grenze zwischen Hornhaut und Sclera verwachsen ist. Durch Contraction des Muskels wird der Umkreis, in dem die Zonula inserirt, etwas nach vorne und innen (zur Augenachse hin) gezogen und so verkleinert; dadurch werden Zonula und Linsenkapsel entspannt, die Linse dehnt sich in Folge ihrer Elasticität in der Richtung von vorne nach hinten aus, ihre Krümmung wird stärker (Fig. 34 N).

Der Accommodationsmuskel enthält glatte Muskelfasern.

Der Nervus oculomotorius liefert die motorischen Fasern für den Accommodationsmuskel, die in's Ganglion ciliare eintreten und von da durch die Nervi ciliares zum Auge gelangen.

Die Accommodationsmuskeln werden beiderseits immer gleichzeitig und gleich stark innervirt. Gleichzeitig mit ihnen werden immer innervirt der Musculus rectus internus und der Sphincter iridis beiderseits, so dass die Accommodation immer von Convergenz der Augenachsen und Pupillenverengerung begleitet ist.

Maass der Accommodation. Der Punct, den das ruhende Auge deutlich sieht, heisst Fernpunct; der Punct, den das möglichst stark accommodirte Auge deutlich sieht, heisst Nahepunct.

Accommodationsbreite ist die Entfernung des Fernpuncts vom Nahepunct. **Accommodationskraft** ist der reciproke Werth des Nahepuncts minus dem des Fernpuncts, also beim normalen Auge, wo der Nahepunct 0,12 m vor dem Auge liegt:

$$\frac{1}{0{,}12} - \frac{1}{\infty}, \text{ d. i. } \frac{1}{0{,}12} \text{ oder } 8{,}3 \text{ Dioptrien.}$$

Diese Zahl giebt an, wie gross die Brechkraft einer Sammellinse sein muss, die vor das ruhende Auge gesetzt, denselben dioptrischen Effect erzielen würde, wie möglichst starke Accommodation. Die Brechkraft (Dioptrie) wird angegeben durch den reciproken Werth der Brennweite der Linse. Einheit der Brechkraft ist die einer Linse von 1 m Brennweite. Die Accommodationskraft ist also gleich der einer Sammellinse von 0,12 m Brennweite.

Die Accommodationskraft nimmt im Alter ab, weil die Linse starr wird (Presbyopie).

Refractionsanomalien (Kurzsichtigkeit oder Myopie, Weitsichtigkeit oder Hypermetropie) beruhen auf abnormer Lage der Netzhaut. Bei Myopie

liegt die Netzhaut weiter hinten als normal, parallele Strahlen vereinigen sich vor der Netzhaut; damit sie sich auf der Netzhaut vereinigen, muss die Brechkraft des Auges vermindert werden durch eine vorgesetzte Zerstreuungslinse. Bei Hypermetropie liegt die Netzhaut weiter vorn, als normal; parallele Strahlen vereinigen sich hinter der Netzhaut; damit sie sich bei ruhendem Auge auf der Netzhaut vereinigen, muss die Brechkraft des Auges vergrössert werden durch eine vorgesetzte Sammellinse. Emmetrop wird das normale Auge genannt, bei dem der zweite Brennpunct in der Netzhaut liegt.

Periscopie des Auges ist seine Fähigkeit, weit seitlich von der Augenachse gelegene Puncte noch deutlich zu sehen. Die bisher erörterten Gesetze gelten nämlich nur für Strahlenbündel, die nahezu parallel der optischen Achse und annähernd senkrecht durch die brechenden Flächen gehen. Strahlen von weit seitlich gelegenen Objectpuncten sammeln sich nicht genau in einem Bildpunct, sondern sind nur an zwei Stellen ziemlich eng concentrirt auf zwei kleine Linien, von denen die hintere als Analogon eines Bildpunctes betrachtet werden kann. Diese uneigentlichen Bildpuncte von seitlich gelegenen, unendlich weit entfernten Objectpuncten liegen alle auf einer krummen Fläche, die annähernd mit der gekrümmten Netzhautfläche zusammenfällt. Das gilt aber nur für das nicht reducirte Auge. Beim reducirten Auge fällt die krumme Fläche nicht mit der Netzhaut zusammen.

Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates.

1. **Sphärische Aberration.** Die auf eine sphärische Trennungsfläche schräg auffallenden Randstrahlen eines Strahlenbündels werden stärker gebrochen als die centralen, so dass die Strahlen sich nicht genau in einem Puncte vereinigen. Das ist beim Auge vermieden dadurch, dass die Hornhautfläche nicht genau sphärisch ist, sondern in der Mitte stärker gekrümmt als am Rand, und dadurch, dass die Iris die Randstrahlen abblendet.

2. **Chromatische Aberration.** Die verschiedenen Spectralfarben werden verschieden stark gebrochen, violett stärker als roth, daher vereinigen sich die violetten Strahlen früher zum Bilde als die rothen. Beim Sehen stört dies gewöhnlich nicht, kann aber beobachtet werden, wenn man gerade die Hälfte der Pupille eines Auges durch einen Schirm bedeckt und nun mit dem Auge ein helles Object ansieht: man sieht dann am Rande des Objects wegen der chromatischen Aberration farbige Streifen.

3. **Astigmatismus.** Die Krümmung der Trennungsflächen kann in verschiedenen Meridianen verschieden stark sein, so dass die in einem Meridian einfallenden Strahlen eines Strahlenbündels anders gebrochen werden und sich daher an anderer Stelle vereinigen als die in einem anderen Meridian einfallenden. Steht der Meridian der stärksten Krümmung senkrecht zu dem Meridian mit der schwächsten Krümmung, so bildet der Querschnitt des Strahlenbündels nach der Brechung an zwei Stellen Linien, von denen die erste in der Richtung des Meridians der schwächsten Krümmung, die andere in der Richtung des Meridians der stärksten Krümmung steht. Zwischen beiden Linien sind die Querschnitte des Bündels Ellipsen, darunter eine, die so hoch wie breit, d. i. ein Kreis ist. In geringem Maasse ist das normale Auge astigmatisch; meist ist hier im senkrechten Meridian die Krümmung am stärksten. In Folge des Astigmatismus sieht man von einer Anzahl schwarzer Linien, die auf weissem Papier so gezogen sind, dass sie sich alle in einem Puncte kreuzen, nur immer eine scharf, die anderen, besonders die auf der scharf gesehenen senkrechte, weniger scharf. Hochgradiger Astigmatismus bedingt Sehstörungen, die vermieden werden durch Vorsetzen eines Glases mit cylindrischer Krümmung vor das Auge.

4. **Entoptische Erscheinungen.** Trübungen der brechenden Medien, die nicht nur in kranken, sondern auch in gesunden Augen vorkommen

(als Zellen und Fasern des Glaskörpergewebes, ferner als Auflagerungen, z. B. von Staub oder Schleimflocken auf der Hornhaut u. s. w.), verhindern den Durchtritt des Lichtes und werfen Schatten auf die Netzhaut, die man als Trübungen im hellen Gesichtsfelde sieht. Man kann sie besonders gut sehen, wenn man in den ersten Brennpunct eine Lichtquelle stellt, deren Lichtstrahlen parallel durch den Glaskörper gehen. Bei Bewegungen der Augen bewegt sich der scheinbare Ort der Trübungen mit: Mouches volantes.

Hierher gehört auch der Schatten, den die Aderfigur entwirft (siehe S. 243).

Andere entoptische Erscheinungen sind noch: die Heidinger'schen Büschel, die Purkinje'sche Lichtschattenfigur, der Maxwell'sche und Löwe-sche Ring.

Auch der Capillarstrom der Netzhaut ist entoptisch unter Umständen zu sehen in Form bewegter Puncte. Da die Puncte, die den rothen Blutkörperchen entsprechen, aber nicht dunkel, sondern hell erscheinen, so ist es fraglich, ob diese Erscheinung durch Schattenbildung zu Stande kommt, oder vielleicht dadurch, dass die Körperchen bei ihrer Bewegung die lichtempfindlichen Apparate oder die Opticusfasern mechanisch reizen.

III. Die dioptrische Bedeutung der Iris.

Die Iris hat zwei Muskeln (beide mit glatten Muskelfasern):

1. Sphincter pupillae, kreisförmige Fasern, deren Contraction die Pupille verengt. Sie werden innervirt von Oculomotoriusfasern, die durch das Ganglion ciliare und die kurzen Ciliarnerven in's Auge gehen.

2. Dilatator pupillae, radiär gestellte Fasern, deren Contraction die Pupille erweitert. Er ist innervirt von Sympathicusfasern, die auch das Ganglion ciliare durchsetzen.

Beide Muskeln sind tonisch innervirt. Durchschneiden des Oculomotorius bewirkt Erweiterung, Durchschneiden des Sympathicus Verengerung der Pupille.

Die **Iris**, die wegen ihres Pigmentgehaltes undurchsichtig ist, dient:

1. Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen (siehe S. 239); ferner verhindert sie zusammen mit der ebenfalls pigmenthaltigen Chorioidea den Einfall fremden Lichts, das beim Sehen stören könnte. (Das Auge ist eine Camera obscura.)

2. Zur Regulation des Lichteinfalls in's Auge. Die Pupille wird um so enger, je mehr Licht in's Auge fällt. Die Veränderung der Pupillenweite erfolgt reflectorisch auf die Veränderung der einfallenden Lichtmenge hin. Durch die reflectorische Pupillenverengerung wird zu starke Beleuchtung der Netzhaut verhindert, weil um so weniger Licht in's Auge gelangen kann, je enger die Pupille ist.

Beide Pupillen sind in der Norm gleich weit; die Veränderung

der Pupillenweite erfolgt beiderseits, selbst wenn nur der Lichteinfall in ein Auge geändert wird: consensueller Pupillarreflex.

Pupillenverengerung erfolgt ferner gleichzeitig mit Accommodation und Convergenzbewegung beider Augen.

Auf die Pupille wirken ferner:
1. verengernd: Schlaf, Gifte (Physostigmin);
2. erweiternd: Reizung mancher sensibler Nerven, Muskelanstrengung, Dyspnoë, Gifte (Atropin).

IV. Der Augenspiegel.

Stellt man zwischen zwei Augen A und B (Fig. 35) einen Spiegel S, in dessen Mitte ein Loch ist, so auf, dass er Lichtstrahlen, die von einer seitlich aufgestellten Flamme F kommen, in's Auge B wirft, so

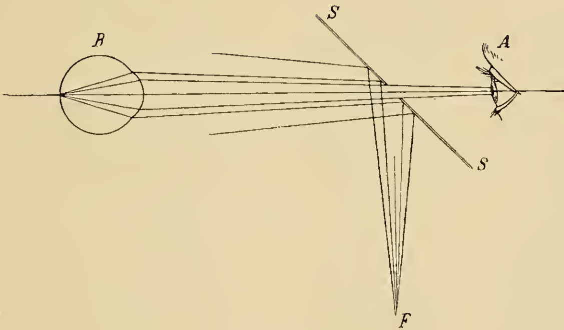


Fig. 35.

wird ein Theil der Strahlen, die vom Augenhintergrund des Auges B reflectirt werden, nach dem Austritt aus B durch das Loch im Spiegel zum Auge A gelangen können. Das Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B erleuchtet. Stellt man zwischen B und S eine Sammellinse von hinreichender Stärke, so vereinigen sich die reflectirten Strahlen an einer Stelle zwischen S und der Linse zu einem umgekehrten reellen Bilde des Augenhintergrundes von B, das vom Auge A beobachtet werden kann (Beobachtung im umgekehrten Bilde). Stellt man zwischen A und S eine Zerstreuungslinse, so treten die reflectirten Strahlen divergent in's Auge A, um sich erst auf dessen Netzhaut zu einem Bilde zu vereinigen; dann sieht A den Augenhintergrund von B aufrecht (Beobachtung im aufrechten Bilde).

Das vom Augenhintergrund reflectirte Licht geht aus dem Auge in derselben Richtung zurück, in der es eingetreten ist, und kommt also zur

Lichtquelle zurück. Ohne besondere Hülfsmittel sehen wir den Augenhintergrund unserer Mitmenschen schwarz, weil unsere beobachtenden Augen kein Licht aussenden, das ihn erleuchtet.

Beim Albino gelangt durch die pigmentlose durchscheinende Iris und Chorioidea diffuses Licht in's Auge, das den Augenhintergrund erleuchtet erscheinen lässt. Verhindert man den Eintritt des diffusen Lichtes durch ein dicht vor's Auge gesetztes Diaphragma, so sieht auch hier der Augenhintergrund schwarz aus.

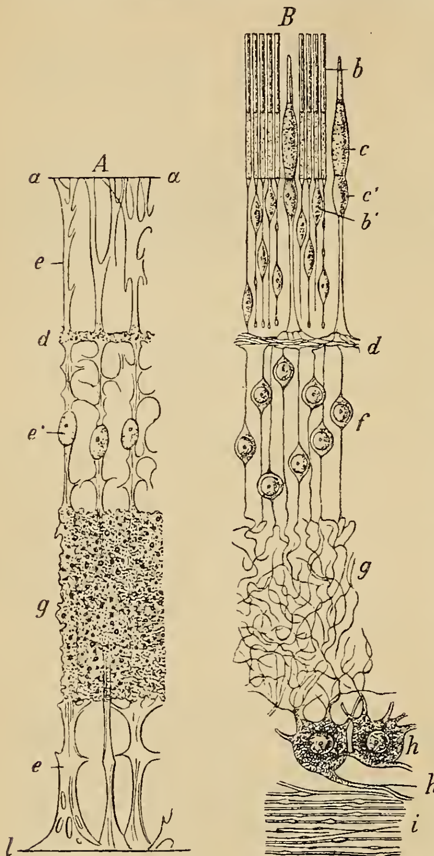


Fig. 36 (nach Max Schultze).
Schematische Darstellung der Retina.
A: Bindegewebiges Gerüst der Netzhaut. B: Nervenelemente der Netzhaut. a: Membrana limitans externa. b: Stäbchen. b': Stäbchenkorn. c: Zapfen. c': Zapfenkorn. d: Aeussere Molecularschicht. e und e': Müller'sche Stützfasern. f: Bipolarzellen (innere Körnerschicht). g: Innere Molecularschicht. h: Ganglienzellenschicht. i: Nervenfaserschicht. l: Membrana limitans interna.

§ 2. Die Erregung der Netzhaut durch Licht und die Lichtempfindung.

Bau der Netzhaut (siehe Fig. 36). Die mosaikartig angeordneten Stäbchen und Zapfen liegen in der (vom Augapfelcentrum aus betrachtet) äussersten Schicht der Netzhaut; um zu ihnen zu gelangen, muss das vom Glaskörper her kommende Licht erst alle anderen Netzhautschichten passiren. Die Zapfeninnenglieder sind 0,006 bis 0,007 mm, die Stäbchen 0,002 mm dick. Die Stäbchen und Zapfen sind die äusseren kernlosen Theile der Sehzellen, deren innere kernhaltige Theile in der äusseren Körnerschicht der Netzhaut liegen.

Von den Sehzellen gehen Leitungsbahnen bis zu der innersten Netzhautschicht, der Sehnervenfaserschicht. In die Leitungsbahnen sind in der inneren Körnerschicht und der Ganglienzellenschicht Nervenzellen eingeschaltet. Diese nervösen Theile befinden sich in einem bindegewebigen Stützgerüst.

Neuere Untersuchungen haben ergeben, dass die Netzhaut aus drei Schichten von Neuren besteht, die hinter einander geschaltet sind:

1. Die Neuroepithelzellen, d. s. die Stäbchen und Zapfen mit ihren Kernen (Stäbchen- und Zapfenkörner), die in Fortsätze auslaufen, welche in der äusseren Molecularschicht (d) endigen. Die Fasern der Stäbchenzellen endigen mit einer knöpfchenartigen Anschwellung, die

der Zapfen mit einer starken Anschwellung, von der feinste kurze Fäserchen abgehen.

2. Die Bipolarzellen (f). Der aufsteigende Fortsatz jeder Bipolarzelle, der zur äusseren Molecularschicht (d) geht, ist ein Protoplasmafortsatz, dessen Endverästelungen mit den Endigungen der Sehzellenfortsätze in Contact treten. Der absteigende Fortsatz jeder Bipolarzelle ist der eigentliche Neurit, dessen Endverästelungen in der inneren Molecularschicht (g) mit den Protoplasmafortsätzen der

3. Ganglienzellen (in der Ganglienzellenschicht h) verbunden sind. Die Neuriten der Ganglienzellen sind die Opticusfasern.

Ausserdem sind in der Retina noch andere Zellformen, sowie auch centrifugale Nervenfasern gefunden worden, deren physiologische Bedeutung aber noch nicht aufgedeckt ist.

4 mm nach aussen von der Mitte des Opticuseintritts liegt die **Fovea centralis,** eine 0,2—0,4 mm breite Grube im **gelben Fleck** (Macula lutea), der selbst etwa 2 mm breit ist, und seinen Namen von der gelben Pigmentirung hat. Die Netzhaut hat im gelben Fleck nur Zapfen, in den übrigen Theilen Stäbchen und Zapfen gemischt.

Aussen von den Stäbchen und Zapfen liegt eine Schicht epithelialer Pigmentzellen mit feinen Fortsätzen, die zwischen Stäbchen und Zapfen bis fast zur Membrana limitans externa reichen.

Die durch Aetherschwingungen erregbaren Apparate der Netzhaut liegen in der **Stäbchen- und Zapfenschicht.**

Die Gefässschattenfigur liefert den Beweis, dass die Zapfen und Stäbchen die lichtempfindlichen Elemente der Netzhaut enthalten. Man

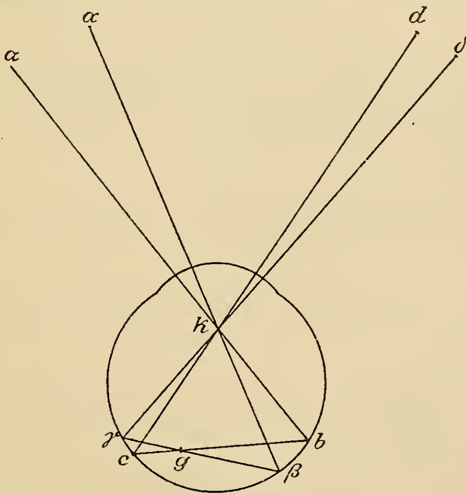


Fig. 37.

stelle in einem Dunkelzimmer seitlich von einem Auge (bei a Fig. 37) ein Licht auf (bei geschlossenem anderem Auge). Das Licht beleuchtet die Netzhautstelle b, die man findet, wenn man von a durch den Knoten-

punct k eine Gerade bis zur Netzhaut zieht. Von b gehen reflectirte Strahlen aus, die noch andere Netzhauttheile beleuchten. Die Ursache der dadurch entstandenen Lichtempfindung verlegen wir ausserhalb unseres Auges; wir sehen das Gesichtsfeld daher schwach erleuchtet. Einer der von b reflectirten Strahlen trifft nun auf das Netzhautgefäss g, desshalb bleibt die Netzhautstelle c unbeleuchtet, und wir sehen in der Richtung c d (d. i. in der Richtung von c durch den Knotenpunct) eine dunkle Stelle im Gesichtsfeld. Der Schatten, der so von den sämmtlichen Netzhautgefässen auf die Netzhaut entworfen wird, wird wahrgenommen als schwarze verästelte Linien im Gesichtsfelde. Verschiebt man das Licht von a nach α, so verschiebt sich auch der scheinbare Ort des Gefässschattens von d nach δ, wie die Construction der Figur zeigt. Aus der Grösse beider Verschiebungen lässt sich berechnen, wie weit g von c entfernt ist; es ergiebt sich, dass die Entfernung dem Abstand der gefässhaltigen Nervenfaserschicht von der Stäbchen- und Zapfenschicht entspricht.

Die Eintrittsstelle des Nervus opticus ist nicht lichtempfindlich, weil hier die Stäbchen und Zapfen fehlen. Beim Sehen wird der Mangel an Lichtempfindungen an dieser Stelle ersetzt durch Vorstellung von Objecten.





Fig. 38.

Wenn man bei geschlossenem linken Auge mit dem rechten das Kreuz a (Fig. 38) fixirt und das Buch etwa 25 cm vom Auge entfernt hält, dann wird der schwarze Kreis unsichtbar, weil sein Bild auf den Opticuseintritt fällt.

Man vermuthet, dass in den lichtempfindlichen Apparaten eine durch Licht zersetzbare Substanz, die sogenannte Sehsubstanz liegt, deren Zersetzung den Erregungsprocess auslöst.

I. Objectiv nachweisbare Veränderungen der Netzhaut durch Licht.

In der Netzhaut sind Veränderungen durch Licht nachgewiesen worden, deren Beziehung zur Erregung der Lichtempfindung freilich noch nicht klar gestellt ist.

1. **Sehpurpur** (Rhodopsin) ist ein in den Stäbchenaussengliedern vorkommender rother Farbstoff, der durch Licht entfärbt wird, sich aber im Dunklen wieder herstellt, sogar an ausgeschnittenen Augen (beim Kaninchen in $^1/_2$ Stunde, beim Frosch in 1—2 Stunden). Die Regeneration erfolgt vom Pigmentepithel aus. Der Sehpurpur kann mindestens nicht die alleinige Sehsubstanz sein, denn er fehlt in der

Macula lutea des Menschen, also an der Stelle des directen Sehens (siehe S. 250).

Der Sehpurpur kann durch eine wässerige Lösung von gallensauren Salzen aus der frischen Netzhaut extrahirt werden. Es muss das im Dunkeln oder bei Natriumlicht geschehen, weil auch der extrahirte Sehpurpur durch Tageslicht gebleicht wird, nicht aber durch rothes oder gelbes Licht. Die Zusammensetzung des Sehpurpurs ist nicht bekannt.

2. Bei Fröschen sammelt sich das Pigment der Epithelschicht im Dunklen in den Zellkörpern an, bei Belichtung rückt es längs der Fortsätze zwischen die Stäbchen und Zapfen.

Das Pigment hat keine directe Beziehung zum Zustandekommen der Lichtempfindung, denn pigmentfreie Individuen (Albino) können doch sehen.

3. Bei Fröschen und Fischen verkürzen und verdicken sich die Innenglieder der Zapfen nach Belichtung.

4. An belichteten Netzhäuten hat man gewisse elektrische Erscheinungen beobachtet, deren Ursache und Bedeutung aber noch unbekannt ist.

II. Lichtempfindung.

A. Die Intensität der Lichtempfindung.

Die Intensität der Lichtempfindung hängt ab:

1. von der Intensität des einwirkenden Lichts (nach dem Weber'schen Gesetz, siehe S. 231);

2. von der Grösse der beleuchteten Netzhautfläche. Ein kleines helles Object kann dunkler aussehen als ein grösseres, weniger helles;

3. von der Dauer der Lichteinwirkung.

a) Anklingen der Lichtempfindung. Vom Beginne der Einwirkung eines Lichtes ab vergeht eine merkliche Zeit, etwa 0,16 Sec., bis die Lichtempfindung ihre volle Intensität erreicht hat. Daher sieht ein helles Licht, das sehr kurze Zeit einwirkt, dunkler aus als ein weniger helles, aber länger einwirkendes.

b) Abklingen der Lichtempfindung, positives Nachbild. Verschwindet ein Lichtreiz plötzlich, so dauert die Lichtempfindung danach noch einige Zeit an. Diese Erscheinung wird positives Nachbild genannt. Hierauf beruht die bekannte Erscheinung, dass, wenn man im Dunklen ein Stück glühender Kohle hin und her bewegt, nicht etwa das Stück als leuchtender Punct immer gerade an dem Ort zu sehen ist, an dem es sich jeweils befindet, sondern dass man einen feurigen Streifen, entsprechend der Bahn

des bewegten Kohlestücks wahrnimmt. Es werden hierbei immer neue Netzhautstellen gereizt, bevor die Erregung in der anderen, früher gereizten, vollständig abgeklungen ist.

Die einzelnen Lichtempfindungen, die von einer Reihe schnell auf einander folgender einzelner Lichtreize herrühren, verschmelzen in Folge des An- und Abklingens zu einer gleichmässigen Lichtempfindung. Jeder einzelne Reiz verstärkt, jedes lichtlose Intervall vermindert die Netzhauterregung um einen gewissen Betrag; bei hinreichend schneller Reizfolge sind die Erregungsschwankungen so klein, dass sie nicht mehr empfunden werden. Die Intensität der Lichtempfindung ist in diesem Falle gerade so gross, als ob das einwirkende Licht gleichmässig auf die ganze Zeit vertheilt wäre: Talbot'scher Satz.

c) Ermüdung der Netzhaut. Negatives Nachbild oder Successivcontrast. Bei dauernder Einwirkung eines Lichts nimmt die Intensität der Empfindung in Folge Ermüdung der Netzhaut ab.

Eine ermüdete Netzhautstelle ist weniger erregbar als eine unermüdete. Fixirt man ein helles Object auf dunklem Grunde einige Zeit und blickt dann auf eine gleichmässig helle Fläche, so sieht man letztere nicht gleichmässig hell, sondern auf ihr eine dunkle Stelle, entsprechend dem vorher fixirten Object und der dadurch ermüdeten Netzhautstelle. Diese Erscheinung wird negatives Nachbild oder Successivcontrast genannt.

Auf Ermüdung und Erholung beruht auch die Anpassung der Netzhaut an verschiedene Helligkeiten oder die Adaptation. Tritt man aus einem hellen Raum in einen dunklen, so sieht man zuerst schlecht, weil die Netzhaut ermüdet ist; allmählich tritt durch Erholung der Netzhaut grössere Erregbarkeit und daher besseres Sehen im Dunklen ein. Tritt man aus einem dunklen Raum in einen hellen, so wirkt das Licht zuerst blendend wegen der grossen Erregbarkeit der Netzhaut, die allmählich durch Ermüdung vermindert wird;

4. von der Helligkeit der Umgebung des beobachteten Objects.

Ein Licht sieht heller aus auf einem dunklen Grunde, als auf einem hellen (simultaner Contrast). Dieser Contrast ist am grössten an der Grenze zwischen Hell und Dunkel (Randcontrast); z. B. erscheinen weisse Objecte auf dunklem Grunde von einem sehr dunklen Hofe umgeben.

Irradiation. Helle Gegenstände sehen auf dunklem Grunde grösser aus, als sie sind. Das beruht entweder darauf, dass die Erregung von einer

gereizten Netzhautstelle auf benachbarte ausstrahlt, oder darauf, dass in Folge mangelhafter Accommodation das Bild der hellen Gegenstände durch Zerstreuungskreise vergrössert wird.

B. Die Qualität der Lichtempfindung.

Die Netzhaut wird nur erregt durch Strahlen, deren Schwingungszahl zwischen 450 Billionen und 790 Billionen in einer Secunde liegt. Diese sichtbaren Strahlen sind im Tageslicht enthalten[1]). Das Tageslicht erregt die Empfindung **weiss.** Ein Weiss von geringer Intensität nennen wir **grau.** Gegenstände, die keine die Netzhaut erregenden Strahlen aussenden, heissen **schwarz.**

Die sichtbaren Strahlen sind verschieden brechbar, die von der grössten Schwingungszahl werden am stärksten gebrochen.

Wenn man sie durch Brechung in einem Prisma von einander trennt, nimmt man wahr, dass sie einzeln verschiedenartige Lichtempfindungen hervorbringen, die man **Farbenempfindungen** nennt. Z. B. wird erzeugt die Empfindung:

Roth: durch Strahlen von 450 Billionen Schwingungszahl oder 0,00069 mm Wellenlänge;

Gelb: durch Strahlen von 562 Billionen Schwingungszahl oder 0,00059 mm Wellenlänge;

Grün: durch Strahlen von 589 Billionen Schwingungszahl oder 0,00053 mm Wellenlänge;

Violett: durch Strahlen von 790 Billionen Schwingungszahl oder 0,00039 mm Wellenlänge.

Die Farbenempfindungen entstehen nur bei mittlerer Intensität der einfachen oder sogenannten homogenen Strahlen. Alle Strahlen, die bei mittlerer Intensität farbig aussehen, erscheinen bei sehr grosser und sehr geringer Intensität farblos.

Vermindert man die Intensität der homogenen Strahlen, so ändert sich ihre relative Helligkeit. Das spectrale Roth sieht bei mittlerer Intensität heller, bei sehr geringer dunkler aus als das Blau. Dies ist aber nur mit dunkeladaptirtem Auge zu beobachten.

Mischfarben entstehen durch gleichzeitige Einwirkung zweier oder mehrerer homogener Strahlen auf die Netzhaut. Von den Mischfarben kommt eine, nämlich der durch Mischung von Roth mit Violett zu erhaltende Purpur nicht unter den Spectralfarben vor.

Die Mischfarben sehen weisslicher, weniger gesättigt aus, als die Spectralfarben, denen sie gleich sind. Z. B. liefern das spectrale

---

[1]) Streng genommen kommen freilich nicht alle sichtbaren Strahlen im Tageslicht vor, es fehlen die den Fraunhofer'schen Linien entsprechenden.

Roth und Gelb gemischt ein Orange, das weisslicher aussieht, als das Orange des Spectrums.

Complementärfarben heissen je zwei Farben, deren Mischung die Empfindung Weiss bewirkt. Complementäre Farbenpaare sind z. B. Roth und Grünblau, Orange und Blau, Gelb und Indigoblau, Grüngelb und Violett.

Die **Farbentheorien** führen die vielen verschiedenen Farbenempfindungen auf gleichzeitige aber verschieden starke Erregung nur weniger Grundempfindungen zurück.

Die **Young-Helmholtz'sche Theorie** nimmt drei Grundempfindungen: Roth, Grün und Blau, an, die bei Einwirkung eines Lichtes immer gleichzeitig erregt werden, aber von den einzelnen homogenen Strahlen verschieden stark. Durch die verschiedenen Mischungen der Grundempfindungen kommen die verschiedenen Farbencmpfindungen hervor. Gleich starke Erregung aller drei Empfindungen bewirkt die Empfindung „Weiss".

Neuerdings wird vermuthet, dass nur die Zapfen der Netzhaut den farbenempfindlichen Apparat mit den drei den Grundempfindungen entsprechenden Nervenfasergattungen darstellen, während die Stäbchen nur die Empfindung eines Weiss von geringer Intensität vermitteln sollen und zwar durch die Zersetzung des Sehpurpurs. Die Stäbchen allein werden nach dieser Auffassung erregt durch Lichter von sehr geringer Intensität, die desshalb farblos erscheinen, weil sie die Zapfen nicht zu erregen vermögen. Mit den Stäbchen sehen wir daher hauptsächlich im Dunklen, mit den Zapfen im Hellen.

Die **Hering'sche Theorie** der Gegenfarben nimmt sechs Grundempfindungen an, die in drei Gruppen zu je zwei Empfindungen eingetheilt werden und zwar:

1. Weiss und Schwarz, 2. Roth und Grün, 3. Blau und Gelb. Für jede Gruppe wird eine Sehsubstanz angenommen, deren Veränderung die Empfindung hervorbringt. Die Veränderung der Substanz kann von zweierlei Art sein: Die eine Art der Veränderung bewirkt die eine Empfindung, die andere, der ersten Art entgegengesetzte, bewirkt die andere Empfindung. Von den beiden einander entgegengesetzten Processen soll der eine die Dissimilation, der andere die Assimilation der Sehsubstanz sein.

Die Netzhaut ist nur in ihren centralen Theilen farbenempfindlich. Nach der Peripherie zu nimmt die Farbenempfindlichkeit ab. Die periphersten Theile sind farbenblind, können also nur eine farblose Empfindung vermitteln.

Ausser der normalen Farbenblindheit in der Netzhautperipherie kommt auch pathologische Farbenblindheit der ganzen Netzhaut vor.

Die Farbenblindheit kann sein eine

1. totale, bei der jegliche Farbenempfindung fehlt und die Gegenstände nur farblos gesehen werden;
2. partielle Farbenblindheit.

Die partiell Farbenblinden haben bloss zwei Arten von Farbenempfindungen. Es kommen vor:

1. die häufigere Form, die sogenannte Roth-Grün-Blindheit, bei der nur Blau und Gelb empfunden, Roth und Grün aber farblos gesehen werden;
2. die Blau-Gelb-Blindheit, bei der nur Roth und Grün empfunden, Blau und Gelb farblos gesehen werden.

Die Roth-Grün-Blinden sind übrigens noch in zwei Gruppen einzutheilen, die sich unterscheiden durch typische Verschiedenheiten der fehlenden Farbenempfindungen. Die einen sehen Roth und Grünblau farblos, die anderen Purpurroth und Grün.

Man sucht das Wesen der Farbenblindheit zurückzuführen entweder auf das Fehlen gewisser Grundempfindungen oder auf Veränderungen der Erregbarkeit der farbenempfindlichen Elemente.

Das negative Nachbild einer Farbenempfindung erscheint gefärbt in der entsprechenden Complementärfarbe. Ein farbiges Licht auf farblosem Grunde ruft einen farbigen simultanen Contrast hervor; der farbige Grund erscheint dem farbigen Licht complementär gefärbt.

§ 3. Die Lichtwahrnehmung oder das deutliche Sehen.

I. Das Sehen mit einem Auge.

Ortssinn der Netzhaut. Wir können die Gegenstände der Aussenwelt deutlich und an ihrem Orte sehen, weil wir im Stande sind, verschiedene leuchtende Objectpuncte getrennt von einander zu sehen und zu unterscheiden. Die Unterscheidung verschiedener Objectpuncte ist ermöglicht durch den mosaikartigen Aufbau der Netzhaut aus Elementen, deren jedes eine gesonderte Empfindung vermittelt, wenn es durch einen auffallenden Lichtpunct erregt wird. Jeder Zapfen darf als selbständiges Element angesehen werden, von den Stäbchen dagegen bilden immer mehrere zusammen ein Element.

Gemäss Erfahrung suchen wir die Lichtquelle, die ein lichtpercipirendes Element erregt hat, auf dem von diesem Element aus gezogenen Richtungsstrahl (siehe S. 233 und 235) ausserhalb des Auges. Sehen mit einem Auge orientirt daher über die Richtung, in der ein Object liegt.

Zwei verschiedene Objectpuncte werden dann gesondert gesehen, wenn ihre Bildpuncte auf zwei lichtempfindliche Elemente fallen, zwischen denen mindestens ein drittes liegt.

Sehschärfe ist der Grad der Fähigkeit, zwei verschiedene Objectpuncte gesondert zu sehen. Die Sehschärfe ist um so grösser, je kleiner der Durchmesser der lichtempfindlichen Elemente oder je kleiner der „kleinste Gesichtswinkel" ist, bei dem die Objectpuncte noch einzeln erkannt werden. **Gesichtswinkel** ist der Winkel, den die von den Objectpuncten aus gezogenen Richtungsstrahlen mit einander bilden.

Man unterscheidet zwischen **directem** und **indirectem Sehen.** Den direct gesehenen Objectpunct nennen wir **fixirten Objectpunct**

oder monoculären Blickpunct. Indirect sehen wir undeutlicher als direct.

Die **Fovea centralis** dient dem directen Sehen. Sie hat die grösste Sehschärfe; mit ihr können unter günstigen Bedingungen noch Objectpuncte gesondert gesehen werden bei einem Gesichtswinkel von 10 Secunden, was einem Durchmesser der lichtempfindlichen Elemente von etwa 0,008 mm (ein wenig mehr als die Zapfendicke) entspricht. Die peripheren Theile der Netzhaut dienen dem indirecten Sehen; sie haben geringere Sehschärfe.

Die Augenärzte nehmen als normal für die Fovea einen kleinsten Gesichtswinkel von 5 Minuten an, was für die von ihnen meist geübte Methode der Sehschärfebestimmung (Lesen von schwarzen Buchstaben auf weissem Grunde) auch zutrifft. Diese Methode der Sehschärfebestimmung ist allerdings nicht rein, weil das Erkennen der Buchstabenform nicht nur von der Sehschärfe, sondern noch von anderen Factoren abhängt.

Der durch die Fovea gezogene Richtungsstrahl heisst **Gesichtslinie**, Sehachse oder Fixationslinie (siehe Fig. 32 G G'); auf ihr liegt der Objectpunct, den man beim Sehen fixirt; sie fällt nicht mit der Augenachse zusammen, sondern ihr vorderes Ende weicht etwas nach innen von der Augenachse ab. Der von beiden gebildete Winkel wird „Winkel α“ genannt, er beträgt etwa 7°.

Gesichtsfeld nennen wir die Fläche, in der sämmtliche vom unbewegten Auge gesehenen Objectpuncte zu liegen scheinen; das Gesichtsfeld umfasst also alle Richtungen, in denen das unbewegte Auge Gegenstände sehen kann. Seine Ausdehnung wird angegeben durch die Winkel, welche die von den Gesichtsfeldgrenzen zum Knotenpunct gezogenen Linien mit der Gesichtslinie bilden. Das Gesichtsfeld hat eine Ausdehnung nach aussen von 70—90°, innen 50—60°, oben 45—55°, unten 65—70°. Zur Bestimmung der Ausdehnung des Gesichtsfeldes dient das Perimeter.

II. Die **Augenbewegungen.**

1. Bewegung eines Auges.

a) Allgemeines.

Die äusseren Augenmuskeln drehen den Augapfel um einen Punct, der 13,557 mm hinter dem Hornhautscheitel auf der Augenachse liegt. Das Auge und sein Lager bilden ein Kugelgelenk (siehe S. 183).

Blickfeld ist das Gebiet, innerhalb dessen die Gesichtslinie durch Augenbewegungen bei festgehaltenem Kopfe verlagert werden kann. **Primärlage** nennt man die Lage des Auges beim Blick gerade aus in die Ferne und aufrechter Kopfhaltung; die Gesichtslinie liegt in

der Primärlage horizontal und parallel der Medianebene des Körpers. Bei einer gegebenen Lage der Gesichtslinie liegt zwar die mechanische Möglichkeit vor, dass das Auge noch beliebig viele Stellungen annehmen kann, indem es sich um die Gesichtslinie als Achse drehen würde. Thatsächlich erfolgt aber nie eine solche Drehung, sondern für jede Lage der Gesichtslinie ist auch die ganze übrige

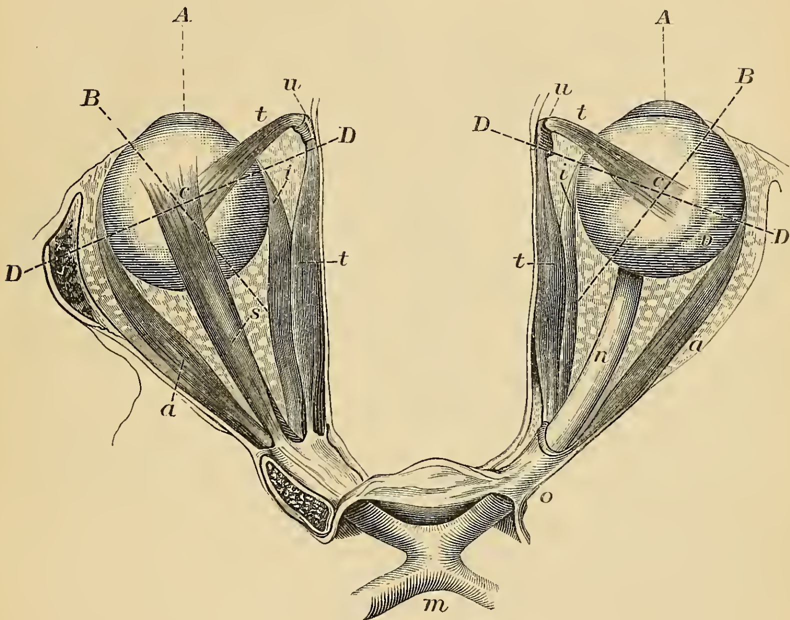


Fig. 39.
Augenmuskeln und ihre Drehungsachsen am Augapfel nach Helmholtz.
a: Rectus externus. s: Rectus superior. i: Rectus int. t: Obliqu. sup. u: Trochlea. A: Augenachse. DD: Drehachse des Rectus sup. u. inf. B: Drehachse des Obl. sup. u. inf. v: Insertion des Obl. inf.

Stellung des Auges eine ganz bestimmte. Dies hat seinen Grund in der eigenartigen coordinirten Innervation der Augenmuskeln. Die Stellung des Auges für irgend eine Lage der Gesichtslinie ist so, als ob es aus der Primärlage in die betreffende Lage gekommen wäre durch Drehung um die Achse, die zur primären und der betreffenden Lage der Gesichtslinie senkrecht steht.

b) Wirkung der einzelnen Muskeln (siehe Fig. 39 u. 40).

Die Lageveränderungen des Auges werden im Folgenden angegeben durch: 1. Angabe der Verlagerung des Hornhautscheitels

(Hebung, Senkung, Einwärtsbewegung oder Adduction, Auswärtsbewegung oder Abduction). 2. Angabe der Abweichung des in Primärlage senkrechten Hornhautmeridians von der Senkrechten (Meridiandrehung oder Raddrehung einwärts, wenn der obere Theil

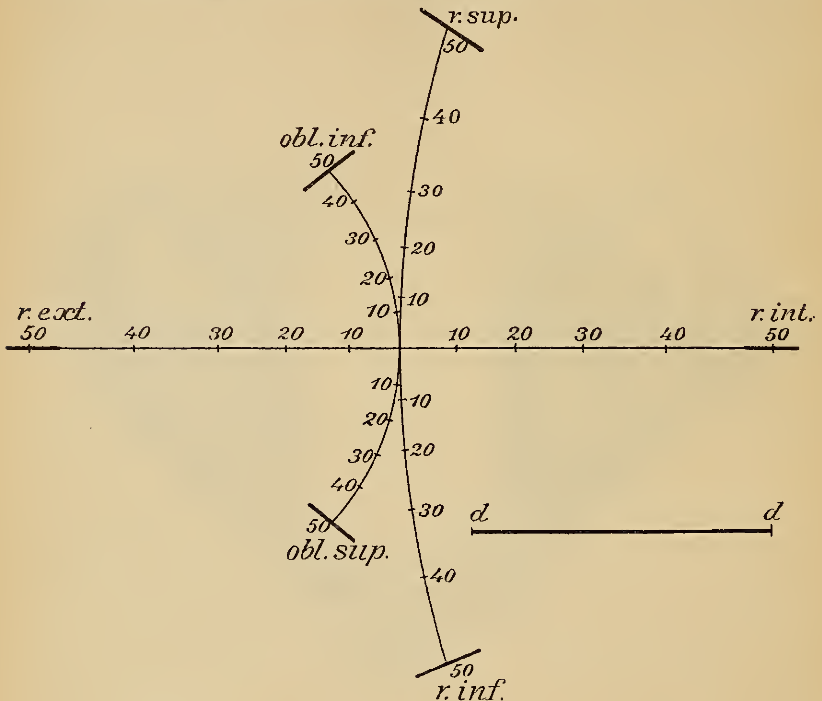


Fig. 40.

Wirkung der Augenmuskeln nach Ruete.

Linien, die der Blickpunct im Blickfeld beschreibt, wenn der Augapfel von den einzelnen Augenmuskeln aus der Primärlage gedreht wird. Die den Blickpunctbewegungen entsprechenden Drehungswinkel sind auf den Linien in Graden angegeben. Die Entfernung der Blickebene, d. i. in dem Falle die Ebene der Zeichnung, vom Drehpunct des Auges, ist gleich der Linie dd. Die Lage, welche ein in Primärlage horizontaler Streifen im Nachbilde annehmen würde, ist am Ende jeder Linie angegeben.

des Meridians zur Medianebene hingeneigt wird; Meridiandrehung oder Raddrehung auswärts, wenn dieser Theil von der Medianebene weg geneigt ist).

Es bewirkt von der Primärlage aus:

1. der Rectus externus: Abduction;
2. „ „ internus: Adduction;
3. „ „ superior: Hebung, verbunden mit Adduction und Raddrehung einwärts;

4. der Rectus internus: Senkung, verbunden mit Adduction und Raddrehung auswärts;
5. der Obliquus inferior: Hebung, verbunden mit Abduction und Raddrehung auswärts;
6. „ „ superior: Senkung, verbunden mit Abduction und Raddrehung einwärts.

Die Wirkung der Muskeln wird noch erläutert durch die Fig. 40.

c) Combinirte Wirkung der Muskeln eines Auges.

Der Rectus superior und Obliquus inferior werden immer gleichzeitig (von einem nervösen Coordinationscentrum aus) innervirt, ebenso der Rectus inferior und Obliquus superior.

Abduction, Adduction, Hebung, Senkung allein für sich (d. s. die sogenannten Secundärstellungen) sind nicht von Raddrehungen begleitet. Bei der einfachen Hebung und der Senkung wird die adducirende und raddrehende Wirkung des einen der betheiligten Muskeln durch die entgegengesetzte Wirkung des anderen aufgehoben.

Alle anderen Bewegungen (Tertiärstellungen) sind mit Raddrehung verknüpft, und zwar ist:

1. Hebung (R. sup.) und Abduction (R. ext.) verknüpft mit Raddrehung auswärts (O. inf.).
2. „ (O. inf.) und Adduction (R. int.) verknüpft mit Raddrehung einwärts (R. sup.).
3. Senkung (R. inf.) und Abduction (R. ext.) verknüpft mit Raddrehung einwärts (O. sup.).
4. „ (O. sup.) und Adduction (R. int.) verknüpft mit Raddrehung auswärts (R. inf.).

Hinter jeder Bewegungsform ist in dieser Zusammenstellung der die Bewegung bewirkende Muskel eingeklammert angegeben.

2. Combinirte Wirkung der Muskeln beider Augen.

Binoculärer Blickpunct ist der von beiden Augen fixirte Punct im Raume, in dem sich also die beiden Gesichtslinien schneiden. Es werden gemeinschaftlich (von je einem besonderen Coordinationscentrum aus) innervirt:

1. Die Heber des binoculären Blickpuncts: Rectus superior und Obliquus inferior beiderseits.
2. Die Senker des binoculären Blickpuncts: Rectus inferior und Obliquus superior beiderseits.
3. Die Rechtswender des binoculären Blickpuncts: Rectus externus rechts und Rectus internus links.
4. Die Linkswender des binoculären Blickpuncts: Rectus externus links und Rectus internus rechts.

5. Die Annäherer des binoculären Blickpuncts: Rectus internus beiderseits.
6. Die Entferner des binoculären Blickpuncts: Rectus externus beiderseits.

Mit der Annäherung des binoculären Blickpuncts (Convergenz) ist immer verknüpft Accommodation für die Nähe und Pupillenverengerung.

III. Das Sehen mit beiden Augen.

1. Einfachsehen mit beiden Augen.

Diejenigen Gegenstände der Aussenwelt werden mit beiden Augen einfach gesehen, von denen die Bilder auf **identische Stellen** beider Netzhäute fallen. Identische Stellen beider Netzhäute sind demnach solche Stellen, deren gleichzeitige Erregung das einwirkende Object einfach erscheinen lassen.

Ein Paar identischer Netzhautstellen sind z. B. die beiden Foveae centrales, ferner je zwei Puncte der beiden Netzhäute, die von den beiden Foveae centrales gleichweit in gleicher Richtung entfernt sind (siehe auch Fig. 41).

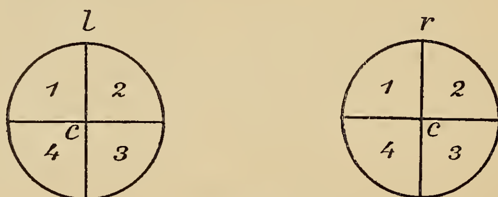


Fig. 41.
Identische Netzhautstellen.
Die rechte (r) und linke (l) Netzhaut sind durch eine horizontale und senkrechte Trennungslinie, die durch die Foveae c hindurch geht, in die Quadranten 1, 2, 3, 4 getheilt. Legt man die Puncte c und die gleichen Trennungslinien auf einander, so decken sich die identischen Netzhautstellen.

Ein Objectpunct, dessen Bildpuncte auf nicht identische Netzhautpuncte fallen, wird doppelt gesehen.

Fallen auf identische Netzhautstellen Bilder zweier verschiedener Gegenstände, so werden die beiden Objecte nicht gleichzeitig im gemeinsamen Gesichtsfelde gesehen, sondern bald das eine, bald das andere, je nachdem die Aufmerksamkeit bald auf das eine, bald auf das andere gerichtet wird. Man nennt das Wettstreit der Sehfelder.

Der Inbegriff aller derjenigen Puncte im Raume, die bei einer

gegebenen Augenstellung einfach gesehen werden, heisst **Horopter** dieser Augenstellung.

Um den Horopter zu finden, zieht man bei der gegebenen Augenstellung von je einem Paar identischer Puncte durch die Knotenpuncte Richtungsstrahlen; wo zwei von einem Paar identischer Puncte kommende Richtungsstrahlen sich schneiden, liegt ein Punct, der einfach gesehen wird. Die Gesammtheit der so erhaltenen Puncte bildet den Horopter der betreffenden Augenstellung.

2. Wahrnehmung der Tiefendimension.

Das Sehen mit zwei Augen orientirt über zwei verschiedene Richtungen, in der ein fixirtes Object liegt. Der Ort des Objects ist daher der Durchschnittspunct der beiden Gesichtslinien.

Betrachtet man einen körperlichen Gegenstand mit beiden Augen, so fallen auf die beiden Netzhäute zwei verschiedene Bilder desselben, weil die beiden Augen den Gegenstand von verschiedenen Standpuncten aus betrachten. Es fallen also jetzt auf identische Netzhautstellen nicht congruente Bilder. Folglich kann nur ein Theil der Puncte des beobachteten Körpers einfach erscheinen, die übrigen werden doppelt gesehen. In unserer Vorstellung wird dadurch der Eindruck des Körperlichen erweckt.

Bietet man jedem Auge eine von seinem Standpunct aus aufgenommene Abbildung ein und desselben Körpers dar, so sehen die Augen zusammen den abgebildeten Gegenstand körperlich. Vorrichtungen, durch die das geschieht, heissen **Stereoskope.**

Das Urtheil über die Entfernung und Richtung von Objecten gründet sich hauptsächlich darauf, dass wir den Grad der Anstrengung der äusseren Augenmuskeln und Accommodationsmuskeln empfinden, die zur Fixation des Objectes geführt haben. Die Beurtheilung der Grösse eines Objects geschieht durch Vergleich desselben mit einem anderen von bekannter Grösse unter Berücksichtigung der Entfernung des Objects.

Fehler in der Beurtheilung der Richtung und Entfernung von Objecten heissen optische Täuschungen.

Anhang.

1. Schutzorgane des Auges.

Der Augapfel wird vor schädlichen äusseren Einflüssen geschützt durch das Schliessen der Augenlider, das durch den vom Facialis innervirten Sphincter palpebrarum geschieht. Der Lidschluss erfolgt willkürlich oder reflectorisch. Der reflectorische Lidschluss tritt ein nach übermässiger Belichtung der Netzhaut (Blinzeln) oder durch Reizung der Cornea und Conjunctiva.

Die Oberfläche des Auges wird durch die über sie fliessenden Thränen feucht und rein gehalten. Die Thränen fliessen aus dem Ausführungscanal der Thränendrüsen in den Conjunctivalsack und werden durch Lidschlag in

diesem vertheilt. Auf diese Weise hält der Lidschlag die Cornea feucht und rein. Aus dem Conjunctivalsack fliessen die Thränen durch den Thränennasencanal in die Nase.

Die Meibom'schen Drüsen in den Lidern sind Talgdrüsen, deren Secret den Lidrand einfettet. Dadurch wird ein Ueberfliessen der Thränen über die Lider verhindert.

2. Blut- und Lymphcirculation im Auge.

Das Blut tritt in das Auge:

1. durch die Arteria centralis retinae, die die Netzhaut mit Blut versorgt;
2. die Arteriae ciliares, die zur Aderhaut gehen.

Zwischen den Zweigen der Netzhaut- und der Ciliararterien bestehen Communicationen, besonders um den Opticuseintritt.

Das Blut verlässt das Auge in:

1. der Vena centralis retinae (aus der Netzhaut);
2. den Venae vorticosae (aus der Aderhaut).

Das Kammerwasser ist als Lymphe anzusehen, die in der hinteren Augenkammer von den Ciliarfortsätzen und der Rückseite der Iris abgeschieden wird. Der Abfluss des Kammerwassers erfolgt aus der vorderen Kammer im Winkel zwischen Hornhaut und Iris. Die Lymphe wird hier in ein venöses Gefäss resorbirt, den Canalis Schlemmii (s. Fig. 34). Besondere Lymphbahnen für den Abfluss der Lymphe existiren im Auge nicht.

Der Glaskörper ist ein gallertiges Gewebe, bestehend aus einer alkalischen Flüssigkeit, die in ein Fachwerk feinster Häutchen eingeschlossen ist. Das Fachwerk besteht aus Collagen; die Flüssigkeit enthält 1,3 % feste Bestandtheile, darunter Spuren von Albumin und Globulin, dann eine Proteïnsubstanz, Mucoid genannt, und schliesslich 0,9 % Salze. Die Linse besteht aus Fasern, die als Zellen anzusehen sind; sie enthalten etwa 36 % feste Bestandtheile, hauptsächlich einen globulinartigen Eiweissstoff (35 %).

Kapitel XXII. **Das Ohr.**

Das Ohr enthält das Gehörorgan und das Organ für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen.

§ 1. **Das Gehörorgan.**

Adäquater Reiz des Gehörorgans sind Schwingungen fester, flüssiger oder luftförmiger Körper, Schall genannt, weil sie auf's Gehörorgan wirkend, Schallempfindung hervorrufen.

Der Schall wird in der Norm von den Schallerregern durch die Luft dem Ohre zugeleitet. Indessen kann die Schallleitung zum Ohre auch durch die Kopfknochen erfolgen, wenn man einen Schallerreger (z. B. eine Stimmgabel) mit den Kopfknochen in Berührung bringt.

1. **Die Schallleitung im Ohre zu den schallempfindlichen Apparaten** (vergl. Fig. 42).

a) **Die Schallleitung im äusseren Ohr.**

Der äussere Gehörgang (D Fig. 42) dient als Schalltrichter, der die Luftschwingungen durch Reflexion an seinen Wänden sammelt

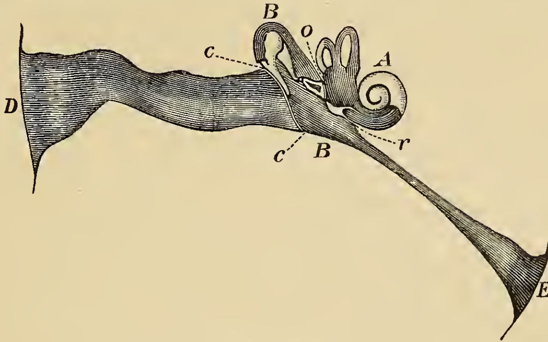


Fig. 42.
Schema des Gehörorgans nach Helmholtz.
D: Aeusserer Gehörgang. CC: Trommelfell. BB: Paukenhöhle mit den Gehörknöchelchen. o: Fenestra ovalis. r: Fenestra rotunda. A: Schnecke. E: Tuba Eustachii.

und ungeschwächt dem Trommelfell C C zuleitet, das ihn innen abschliesst. Die Ohrmuschel ist das Rudiment einer Verlängerung dieses Schalltrichters. Durch die zugeleiteten Luftschwingungen wird das Trommelfell in Mitschwingung versetzt.

b) **Die Schallleitung im Mittelohr.**

Das Mittelohr oder die Paukenhöhle (B B Fig. 42) ist ein lufthaltiger Hohlraum im Felsenbein, dessen äussere Wand vom Trommelfell gebildet wird, dessen innere Wand eine Knochenfläche ist, in der sich zwei durch Membranen verschlossene Löcher, das runde und ovale Fenster, befinden.

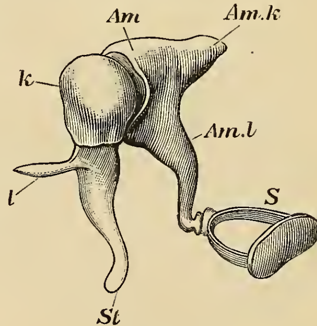


Fig. 43.
Gehörknöchelchen.
St: Hammerstiel. k: Hammerkopf. l: Langer Fortsatz des Hammers. Am: Amboss. Am.k: kurzer, Am.l: langerAmbossfortsatz. S: Steigbügel.

Das Trommelfell ist mit der Membran des ovalen Fensters verbunden durch die Gehörknöchelchen, welche die Schwingungen des Trommelfells auf die Membran des ovalen Fensters übertragen. Die Gehörknöchelchen sind: Hammer, Amboss, Steigbügel (siehe Fig. 43). Der Hammerstiel St ist mit dem Trommelfell verwachsen, er liegt in dessen oberem

senkrechtem Radius. Vom Hammerhals gehen nach vorn und hinten zwei Bänder zur Wand der Paukenhöhle, die Achsenbänder, die eine Bewegung des Hammers um eine ungefähr horizontale sagittale Achse gestatten. Der Hammerkopf k ist mit dem Körper des Amboss verbunden durch ein Gelenk, in dem die Knochen allerdings nur wenig gegen einander beweglich sind, insbesondere wird durch einen Sperrzahn die Bewegung der Knochen gegen einander gehemmt, wenn der Hammerstiel nach einwärts bewegt wird.

Der Amboss Am hat zwei Fortsätze, einen nach hinten Am.k, der beweglich mit der hinteren Paukenhöhlenwand verbunden ist, und einen unteren Am.l, dessen Spitze mittelst eines Sesambeins verknüpft ist mit dem Steigbügel S. Die Fussplatte des Steigbügels ist verwachsen mit der Membran des ovalen Fensters (o Fig. 42).

Die Gehörknöchelchen bilden zusammen einen um die Hammerachse drehbaren Winkelhebel, dessen einer Arm der Hammerstiel ist, und dessen anderer Arm von der Achse zur Spitze des unteren Ambossfortsatzes geht und durch den Steigbügel mit der Membran des ovalen Fensters verbunden ist. Schwingt das Trommelfell transversal hin und her, so werden seine Schwingungen durch den Winkelhebel auf die Membran des ovalen Fensters übertragen.

Der Schallleitungsapparat des Mittelohrs ist so eingerichtet, dass er durch Schallschwingungen von sehr verschiedener Schwingungszahl in gleichem Maasse in Mitschwingungen versetzt wird.

Eine freie, flach ausgespannte Membran giebt, wenn sie angeschlagen wird, einen bestimmten Ton, dessen Höhe von ihrer Grösse und Spannung abhängt; sie geräth dann in besonders starke Mitschwingung, wenn in ihrer Nähe ein Ton von derselben Höhe, wie ihr Eigenton erzeugt wird. Das Trommelfell hat keinen Eigenton, weil es durch den Hammerstiel trichterförmig eingezogen ist, dadurch ist seine Spannung an verschiedenen Stellen verschieden stark und es kommt ihm desshalb nicht ein bestimmter Eigenton zu. Es kann daher durch viele verschiedene Töne in gleichem Maasse in Mitschwingung versetzt werden.

Der Schallleitungsapparat des Ohres besitzt eine sehr vollkommene Dämpfung, d. h. er vollführt keine merklichen Nachschwingungen, wenn der Ton, der ihn in Mitschwingung versetzt hat, aufgehört hat, zu wirken.

An den Gehörknöchelchen inseriren folgende Muskeln:

1. Tensor tympani, der in einem parallel der Tuba Eustachii (siehe S. 259) verlaufenden Knochencanal liegt und mit seiner über einen Knochenvorsprung gebogenen Sehne am Hammerstiel ansetzt.

Seine Contraction zieht den Hammerstiel nach innen und spannt das Trommelfell stärker.

2. Stapedius, dessen Sehne von hinten her am Kopf des Steigbügels angreift.

Die Functionen der Muskeln sind noch nicht aufgeklärt. Sie haben vielleicht die Aufgabe, bei sehr starkem Schall den Schallleitungsapparat so zu fixiren, dass die Schwingungen geschwächt und die Gehörnerven nicht zu stark gereizt werden. Der Tensor tympani könnte durch stärkere Spannung des Trommelfells auch eine Anpassung an sehr hohe Töne bewirken.

Von dem Grunde der Paukenhöhle geht in der Richtung nach vorne unten ein enger Canal, die Tuba Eustachii (E Fig. 42), ab, die das Mittelohr mit dem Rachenraum verbindet. Die Paukenhöhle und Tuba Eustachii ist mit Schleimhaut ausgekleidet. Die Tuba Eustachii ist gewöhnlich dadurch geschlossen, dass ihre Schleimhautwände sich aneinanderlegen. Sie wird bei jedem Schlucken für kurze Zeit geöffnet durch Contraction des Musculus tensor und levator palati mollis. Durch Oeffnen der Tuba findet ein Ausgleich des äusseren Luftdrucks mit dem Luftdruck der Paukenhöhle statt, der für die normale Schallleitung im Mittelohr unerlässlich ist. Wenn in Folge catarrhalischer Schwellung der Tubenschleimhaut die Oeffnung der Tube nicht mehr erfolgt, treten Gehörstörungen ein. Die Tubenschleimhaut trägt Flimmerepithel, das den Schleim in der Richtung zur Rachenhöhle hin bewegt.

c) **Die Schallleitung im inneren Ohr.**

Das innere Ohr oder Labyrinth ist ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum im Felsenbein, in dessen äusserer Wand das ovale und runde Fenster sind.

Der vordere Theil des inneren Ohres ist die Schnecke (A Fig. 42), ein in $2\frac{1}{2}$ Windungen spiralig gewundener Canal, der durch eine Scheidewand in zwei Gänge getheilt ist. An der Schneckenkuppe communiciren die Gänge, weil hier die Scheidewand unterbrochen ist (Helikotrema). Der eine Gang, die Scala vestibuli, öffnet sich an der Schneckenbasis nach dem mittelsten Theile des Labyrinths, dem Vestibulum zu, das von dem Mittelohr durch die Membran des ovalen Fensters getrennt ist. Der andere Schneckengang, die Scala tympani,

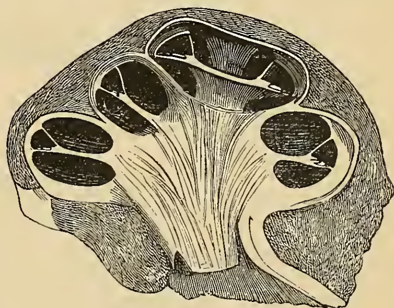


Fig. 44.
Querschnitt durch die Schnecke.

endet an der Basis in dem runden Fenster (vergl. auch Fig. 44 und 45).

Im Labyrinth geht also der Weg vom ovalen zum runden Fenster durch die Schneckengänge hindurch. Durch die Schwingungen der Membran des ovalen Fensters wird auch das Labyrinthwasser in Mitschwingung versetzt und zwar vorzugsweise in der Schnecke, weil durch die Schnecke der Weg vom ovalen Fenster zu der anderen nachgiebigen Stelle der Labyrinthwand, nämlich der Membran des runden Fensters führt. Nur dadurch, dass hier eine nachgiebige Stelle ist, wird eine Bewegung des Labyrinthwassers ermöglicht. Die Scheidewand des Schneckencanals ist zum Theil membranös; die Schwingungen des Labyrinthwassers werden auf diese Membran übertragen. Diese Membran trägt nun die schallempfindlichen Apparate, die durch die Schwingungen erregt werden.

2. Die Schallempfindung.

a) Der schallempfindliche Apparat (Fig. 45).

Die Scheidewand des Schneckencanals besteht aus:

1. der Lamina spiralis ossea (l s o), die von der Achse (Modiolus) der Schnecke aus in das Lumen des Schneckencanals hineinragt;

2. der Lamina spiralis membranacea, die die Fortsetzung der knöchernen Membran bis zur äusseren Schneckenwand bildet. Letztere

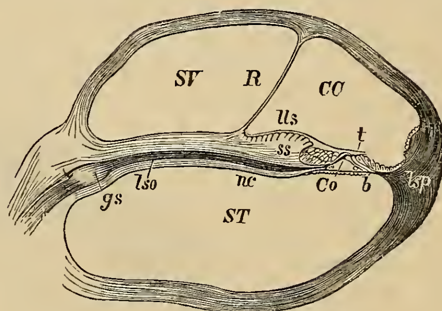


Fig. 45.
Durchschnitt einer Schneckenwindung (nach Rauber).
SV: Scala vestibuli. ST: Scala tympani. CC: Scala media oder Canalis cochleae. lso: Lamina spiralis ossea. Von lls bis lsp: Lamina spiralis membranacea. b: Membrana basilaris. Co: Corti'sches Organ. nc: Nervenbündel. R: Membrana Reissneri.

besteht aus der von parallelen Querfasern zusammengesetzten Basilarmembran (b) und dem auf dieser Basilarmembran aufgebauten schallempfindlichen Apparate, den Corti'schen Organen (C o). Jedes Corti'sche Organ besteht aus:

1. Den Corti'schen Bögen (C C Fig. 46), zwei S-förmig gekrümmten, auf der Basilarmembran stehenden Pfeilern, einem inneren und einem äusseren, die mit ihren oberen Enden einander zugeneigt und verbunden sind.

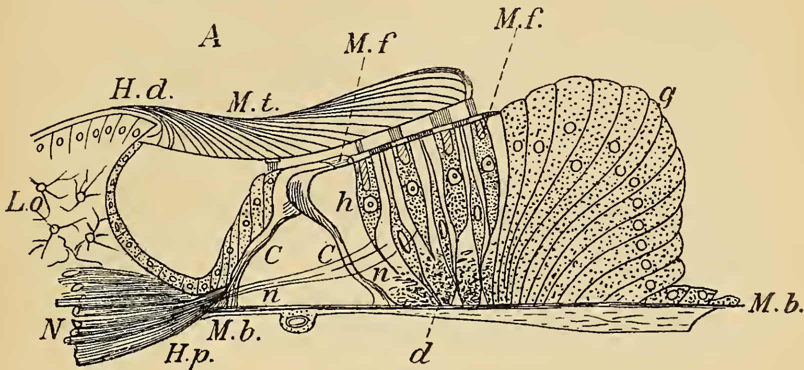


Fig. 46.
Querschnitt der Lamina spiralis membranacea.
Lo: Lamina spiralis ossea. N: Nervus cochlearis. nn: Nervenfäden. CC: Corti'sche Bögen. M.t.: Membrana tectoria. M.b.: Membrana basilaris. h: Haarzellen. g: Stützzellen. M.f.: Membrana reticularis. d: Deiter'sche Zellen. H.d.: Habenula denticulata. H.p.: Habenula perforata.

2. Den Corti'schen Zellen oder Haarzellen (h), cylindrischen Zellen, von denen eine innen und 3—4 aussen von jedem Bogen stehen. Sie tragen an ihrer freien Oberfläche Härchen.

Das Corti'sche Organ wird bedeckt durch eine der Basilarmembran annähernd parallele durchlöcherte Membran (Membrana reticularis, M.f.), durch deren Löcher die Haare der Haarzellen hervorragen. Darüber ist noch eine Membran ausgebreitet, die Membrana tectoria (M. t.).

Die Membrana Reissneri (R Fig. 45), die von der Lamina spiralis ossea schräg nach oben geht und sich an die obere Schneckenwand anheftet, schliesst den Raum, in dem sich die Corti'schen Organe befinden, den sogenannten Canalis cochleae (C C Fig. 45) gegen die Scala vestibuli ab. Der Canalis cochleae endigt an der Schneckenkuppe blindsackförmig, an der Basis geht er über in den Binnenraum des häutigen Labyrinths.

Das übrige häutige Labyrinth (siehe Fig. 47) ist eine häutige Auskleidung des Vestibulums und des hinteren Theils des Labyrinths, der Bogengänge (siehe S. 264). Im Vorhof ist das häutige Labyrinth durch eine Einschnürung getheilt in zwei mit einander communicirende Säcke, den vorderen Sacculus und den hinteren Utriculus.

Das häutige Labyrinth ist erfüllt mit der Endolymphe, der Zwischenraum zwischen dem häutigen und knöchernen Labyrinth ist erfüllt mit der Perilymphe.

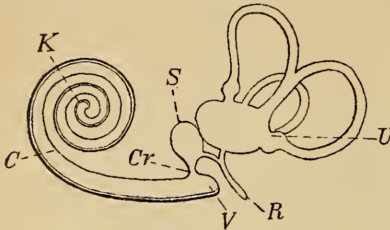


Fig. 47.
Das häutige Labyrinth schematisch.
U: Utriculus mit Bogengängen. S: Sacculus. C: Schnecke. K: Kuppelblindsack. v: Vorhofblindsack. Cr: Canalis reuniens. R: Ductus endolymphaticus.

Der Nervus acusticus theilt sich in zwei Zweige:

1. Nervus cochlearis, der eigentliche Gehörnerv, tritt in die Achse der Schnecke ein, breitet seine Fasern fächerförmig in die Lamina spiralis ossea aus; seine Fasern verbinden sich schliesslich mit den Haarzellen der Corti'schen Organe (siehe Fig. 46 N, nn).

2. Nervus vestibularis (siehe S. 265).

b) **Die Schallempfindung.**

Die Basilarmembran wird durch die Schwingungen der Perilymphe in Mitschwingung versetzt. Dabei werden wahrscheinlich mechanisch die Corti'schen Zellen gereizt und dadurch wird die Schallempfindung hervorgebracht.

Die Qualität der Schallempfindung.

Die Schallempfindungen sind einzutheilen in Töne oder Klänge und Geräusche.

Die **Töne** oder Klänge kommen durch regelmässige Schwingungen zu Stande; wir unterscheiden sie hinsichtlich ihrer Höhe und Klangfarbe.

Die **Tonhöhe** hängt ab von der Häufigkeit der Schwingungen. Ein Ton ist um so höher, je grösser seine Schwingungszahl in der Secunde ist. Es werden gehört Töne, deren Schwingungszahl zwischen 19 und 40000 in einer Secunde liegt (11 1/2 Octaven). Die in der Musik verwendeten Töne haben Schwingungszahlen zwischen 33 (Contra-C) und 4000 (viergestrichenes h).

Die Zeit der Einwirkung der Töne, die nöthig ist, um die Höhe des empfundenen Tones zu erkennen, ist abhängig von der Tonhöhe. Hohe Töne bedürfen einer geringeren Zeit der Einwirkung als tiefe. Um die Höhe eines Tones zu erkennen, müssen von ihm wenigstens 16 einzelne Schwingungen das Ohr treffen. Bei weniger als 16 Schwingungen wird die Tonhöhe nur ungenau erkannt. Es entsteht aber noch Schallempfindung, wenn nur 2 einzelne Schwingungen das Ohr treffen.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede der Töne ist bei verschiedenen Individuen verschieden gross. Sie hängt von Anlage und Uebung ab. Geübte Musiker sollen noch die Töne von 1000 und 1001 Schwingungszahl ($^1/_{128}$ eines ganzen Tones nach der in der Musik üblichen Bezeichnung) unterscheiden können.

Die Wahrnehmung verschieden hoher Töne wird durch die Resonanztheorie von Helmholtz so erklärt:

Die Basilarmembran stellt einen Bandstreifen dar, der an Breite von der Kuppe zur Basis der Schnecke abnimmt (siehe Fig. 48). Das Band ist in Folge seines Aufbaues aus Querfasern in querer Richtung stärker gespannt als in der Längsrichtung und verhält sich bezüglich der Resonanz wie die Saiten eines Klaviers. Singt man in ein Klavier bei aufgehobenem Dämpfer einen Ton hinein, so wird durch Resonanz diejenige Saite, deren Schwingungszahl gleich der des gesungenen Tones ist, in Mitschwingung gerathen, die übrigen bleiben fast ruhig. Ebenso schwingt beim Auftreffen eines Tones auf die Basilarmembran der Abschnitt der Membran mit, dessen Schwingungszahl gleich der des Tones ist. Jeder Abschnitt, der isolirt schwingen kann, erregt nur die auf ihm befindlichen Corti'schen Zellen, mithin nur einige Acusticusfasern gesondert von den anderen. Die zugehörigen Gehirnzellen haben als specifische Energie die Empfindung der bestimmten Tonhöhe.

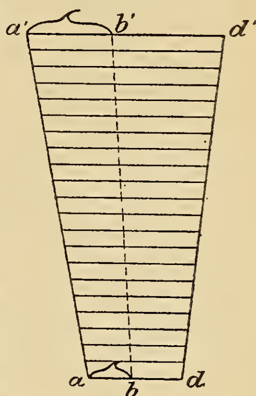


Fig. 48.
Schema der abgewickelten Basilarmembran.
a'd': Breite der Membran an der Kuppe, ad: an der Basis der Schnecke, a'b' und ab: Spannweite der Corti'schen Bögen.

Die **Klangfarbe** der Töne.

Die meisten Töne entstehen nicht allein für sich, sondern sind begleitet von anderen mit ihnen entstehenden Nebentönen, die in der Regel höher sind, als der Grundton und dann Obertöne heissen. Jeder einzelne Ton des Tongemisches erregt für sich eine Tonempfindung. Dadurch entsteht eine Mischempfindung, die wir als Klangfarbe des Grundtons bezeichnen. Die Klangfarbe ist bei ein und demselben Grundton verschieden je nach Zahl und Stärke der begleitenden Obertöne.

Ertönen gleichzeitig zwei Töne, deren Schwingungszahl in einem einfachen Verhältniss (1 : 2; 2 : 3; 3 : 4; 4 : 5) zu einander stehen, so ist der entstehende Klang angenehm: Consonanz; ertönen gleich-

zeitig Töne, deren Schwingungszahlen in einem weniger einfachen Verhältniss stehen, so ist der Klang unangenehm: Dissonanz.

Aus der Mischempfindung, die durch zwei oder mehrere gleichzeitig gehörte Töne entsteht, lassen sich sehr oft die einzelnen Componenten getrennt von einander heraushören. Man kann z. B. einzelne Instrumente einer Orchestermusik verfolgen.

Ertönen zwei in der Höhe nicht sehr verschiedene Töne gleichzeitig, so dass die von den beiden bewirkten Schwingungswellen abwechselnd mit Berg und Berg und mit Berg und Thal zusammenfallen, so hört man **Schwebungen** oder **Stösse**, d. s. periodisch an- und abschwellende Gehörsempfindungen. Schwebungsfrequenzen über 32 in der Secunde bewirken Tonempfindungen, die man als **Schwebungstöne** bezeichnet. Diese Schwebungstöne sind rein subjectiv; sie lassen sich nicht etwa wie andere Töne in einem Tongemisch durch ihre Wirkungen auf einen Resonator nachweisen, weil sie einen Resonator nicht erregen. Die Entstehung dieser Tonempfindungen ist durch die Resonanztheorie von Helmholtz demnach nicht zu erklären.

Geräuschempfindungen kommen durch unregelmässige Schwingungen zu Stande, bei der bald diese, bald jene Stelle der Basilarmembran bewegt wird.

Beim Gehörsinn kommen ähnlich wie beim Auge Erscheinungen des Anklingens und des Abklingens der Schallempfindung, sowie der Ermüdung vor.

Zwei auf einander folgende Töne werden noch getrennt von einander wahrgenommen, wenn zwischen ihnen ein Zeitintervall von 0,1 Secunden liegt.

Die Beurtheilung der Richtung und Entfernung, aus der der Schall kommt, ist sehr unvollkommen. Zur Beurtheilung der Richtung kann das Hören mit beiden Ohren dienen. Der Schall kommt von der Richtung, auf der das stärker erregte Ohr sich befindet.

§ 2. Das Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen.

Der hintere Theil des knöchernen Labyrinths wird von den drei Bogengängen (Canales semicirculares) gebildet, drei C-förmig gekrümmten Knochenröhren, die vom Vestibulum ausgehen und wieder in ihm münden. Jeder Canal besitzt an einem der beiden Enden eine erweiterte Mündung (Ampulle). Die Ebene des vorderen

oberen Bogenganges steht in frontaler Richtung vertical, die des hinteren unteren in sagittaler Richtung vertical, die des lateralen horizontal. Die drei Ebenen, in denen die Bogengänge liegen, stehen also auf einander senkrecht.

Die Bogengänge sind mit dem häutigen Labyrinth (siehe S. 262) ausgekleidet.

Die im Allgemeinen dünne Wand des häutigen Labyrinths ist verdickt an je einer Stelle im Utriculus und Sacculus (Maculae acusticae utriculi et sacculi) und an Leisten in den Ampullen (Cristae acusticae). Die Epithelzellen, die die Innenwand des häutigen Labyrinths auskleiden, sind an den Maculae und Cristae umgebildet zu Haarzellen, deren Haare in's Innere des häutigen Labyrinths hineinragen. Diese Haarzellen stellen ein Neuroepithel dar, an das sich die Endigungen der Acusticusfasern anlegen. Zu der Macula sacculi geht ein Zweig des Nervus cochlearis, zu der Macula utriculi und den Cristae der Nervus vestibularis.

Auf den beiden Maculae innen liegt die dünne gallertige Ausbreitung einer besonderen Substanz auf, die Otolithenmembran, an deren Oberfläche kleine Hörsteine (Otolithen, aus kohlensaurem Kalk bestehend) aufsitzen.

Die Nervenfasern des Acusticus, welche zu diesen Theilen des Labyrinths gehen, sind nach der zur Zeit herrschenden Ansicht nicht Hörnerven, sondern sie dienen für die Wahrnehmung der Haltung und Bewegungen des Kopfes. Ihr Neuroepithel soll mechanisch gereizt werden, entweder durch den Zug, den die Otolithen in Folge ihrer Schwere ausüben, oder durch den hydrostatischen Druck der Endolymphe, der bei verschiedenen Kopfstellungen an ein und derselben Stelle verschieden gross ist, oder auch durch Flüssigkeitsströmung in der Endolymphe, die bei Kopfbewegungen entstehen.

Von den Bogengängen und Otolithenorganen aus werden zum Theil jene reflectorischen coordinirten Bewegungen ausgelöst, die zur Erhaltung der normalen Kopfstellung und des Körpergleichgewichts dienen. Auch compensatorische Augenbewegungen (S. 219) werden von den Bogengängen ausgelöst. Zerstörung der Bogengänge bei Thieren hat Störungen in der normalen Haltung und Bewegung des Kopfes und des ganzen Körpers (Zwangshaltungen und -bewegungen) zur Folge; ferner treten Schwächung der Energie und des Tonus der Skeletmuskeln und Schädigung des Muskelgefühls auf.

Kapitel XXIII. **Geruchssinn.**

Das Geruchsorgan liegt in der Regio olfactoria der Nasenschleimhaut (oberste Theile der Nasenscheidewand, obere Muschel, oberer Theil der mittleren Muschel). Es besteht aus Stäbchen, die zwischen den Epithelzellen nach aussen gehen und dort in Verästelungen (Riechhärchen) frei endigen (siehe Fig. 49 u. 50). Unter

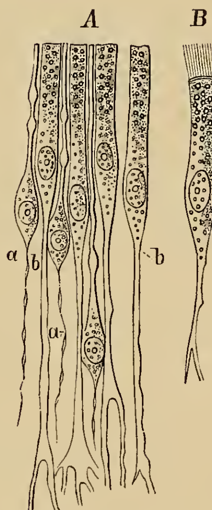


Fig. 49 (nach M. Schultze).
A: Epithel der Riechschleimhaut. aa: Riechzellen. bb: Stützzellen. B: Flimmerepithelzelle vom Rande der Regio olfactoria.



Fig. 50 (nach v. Brunn).
Riechzelle des Menschen.
1: Zellkörper mit Kern. 2: Peripherer Fortsatz. 3: Endkegel. 4: Riechhärchen. 5: Centraler Fortsatz (Beginn einer Olfactoriusfaser).

der Schleimhaut befinden sich mit den Stäbchen verbundene Zellen, die Riechzellen, von wo Achsencylinder durch die Siebbeinplatte in den Bulbus olfactorius übergehen (siehe S. 227).

Adäquate Reize des Geruchsorgans sind Gase, die mit dem Einathmungsstrom durch die Nase bewegt werden. Ueber die Art der Erregung ist nichts bekannt.

Riechende Stoffe im Ausathmungsstrome erregen nicht leicht Geruchsempfindung, weil der Ausathmungsstrom durch den Keilbeinkörper, dessen vordere Fläche die Regio olfactoria verdeckt, von letzterer abgelenkt wird. Auch vom Einathmungsstrom gelangt der durch den hinteren Theil der

Nasenlöcher (und daher unten durch die Nase) streichende Theil nicht zur Regio olfactoria.

Die Geruchsempfindung wird nur so lange erregt, wie das erregende Gas durch die Regio olfactoria bewegt wird. Steht das Gas still, so hört die Geruchsempfindung auf.

Die Reizschwelle ist für verschiedene riechende Gase verschieden, z. B. genügt zur Erregung einer Geruchsempfindung von Mercaptan $^1/_{4600000}$ mg, von Schwefelwasserstoff $^1/_{5000}$, von Brom $^1/_{500}$, von Phosphorwasserstoff $^1/_{50}$.

Der Geruchssinn hat eine grosse Zahl verschiedener Empfindungsqualitäten, die aber noch nicht zu classificiren sind.

Aetzende Gase bringen Tastempfindungen in der Nasenschleimhaut hervor, welche die Geruchsempfindungen begleiten können.

Kapitel XXIV. **Geschmackssinn.**

Das Geschmacksorgan besteht aus den Schmeckbechern, becherförmigen Gebilden mit einer Oeffnung nach der Mundhöhle zu und gefüllt mit einem Bündel spindelförmiger Zellen (siehe Fig. 51 u. 52). Die Verästelungen der zutretenden Nervenfasern endigen frei zwischen

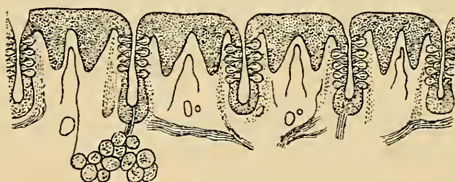


Fig. 51.
Querschnitt durch die Geschmackspapillen der Zunge, in denen die Geschmacksknospen liegen.

den Zellen. Schmeckbecher finden sich im Epithel der Papillae circumvallatae, foliatae und einiger fungiformes der Zunge, dann im weichen Gaumen und den hinteren Gaumenbögen. Geschmacksnerv ist der Glossopharyngeus, dessen Fasern zum Theil direct, zum Theil durch die Jacobson'sche Anastomose zum Lingualis und mit diesem zum Geschmacksorgan gehen (siehe S. 228).

Adäquater Reiz des Geschmacksorgans sind flüssige, gelöste oder wenigstens im Speichel lösliche Substanzen. Die Art der Erregung ist unbekannt.

Die Intensität der Geschmacksempfindung hängt von der Con-

centration der Lösungen ab. Für verschiedene schmeckende Stoffe ist die Reizschwelle verschieden. Z. B. beträgt die erforderliche Concentration

für	Aloëextract . . .	1 : 900000,
„	Schwefelsäure . .	1 : 100000,
„	Kochsalz	1 : 426,
„	Rohrzucker . . .	1 : 100.

Die Intensität der Geschmacksempfindung ist ferner um so grösser, je grösser die Zahl der gereizten Nervenfasern ist (oder je

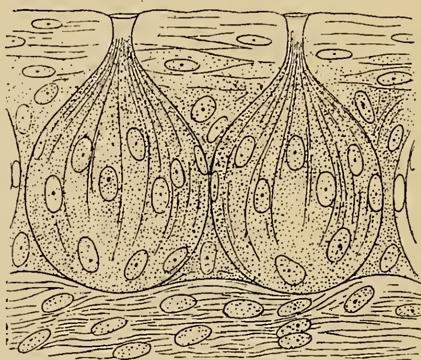


Fig. 52.
Geschmacksknospen bei stärkerer Vergrösserung.

grösser die afficirte Schleimhautfläche ist). Die Erregung der Geschmacksempfindung wird begünstigt durch Reiben der Zunge am Gaumen.

Die vortheilhafteste Temperatur zum Schmecken liegt zwischen 10—35° C. Heisses und kaltes Wasser heben vorübergehend den Geschmack auf.

Es giebt vier Qualitäten der Geschmacksempfindung:

1. süss: bewirkt durch Zucker, Saccharin und mehrwerthige Alkohole,
2. bitter: „ „ Alkaloide,
3. salzig: „ „ Neutralsalze,
4. sauer: „ „ Säuren.

Eine Lösung schmeckt um so stärker sauer, je grösser die Zahl der durch Metall vertretbaren Wasserstoffatome in der Volumeinheit ist.

Auch Mischempfindungen zweier oder mehrerer Geschmacksqualitäten kommen vor.

Die Geschmacksempfindung wird oft begleitet von Tastempfindungen („herber Geschmack“) und Geruchsempfindungen („Geschmack des Weinbouquets“).

Kapitel XXV. **Hautsinn.**

Die hier abzuhandelnden Sinnesorgane finden sich hauptsächlich in der äusseren Haut, erstrecken sich aber auch noch über einen Theil der an die Haut angrenzenden Schleimhäute des Mundes, Rachens, Nase, Conjunctiva, After, der Scheide und der Urethra. Eine Art von diesen Sinnesorganen kommt nicht nur in der Haut und in der Schleimhaut vor, sondern findet sich in allen Organen des Körpers; das sind die Schmerzsinnesapparate.

1. Die Organe des Hautsinns.

Die sensiblen Nerven endigen in der Haut entweder

1. frei zwischen den Epithelzellen oder
2. corpusculär im Bindegewebe.

Im letzteren Falle sind im Wesentlichen zwei Fälle zu unterscheiden:

a) Das Ende der sensiblen Faser verästelt sich und ihre gewundenen Aestchen liegen in einer Gallerte, die von einer Bindegewebshülle umschlossen wird (Meissner's Tastkörperchen, Krause's Endkolben, Genitalnervenkörperchen).

b) Die sensible Faser endigt verästelt frei; ihre Endigung ist von einer Gruppe bindegewebiger Kapseln oder Lamellen umgeben (Vater-Pacini'sche Körperchen).

Ob den verschiedenen Endigungen der sensiblen Nerven verschiedene Function zukommt, ist noch nicht sicher festgestellt.

2. Die Qualitäten des Hautsinns.

Es giebt vier Qualitäten von Hautsinnesempfindungen:

1. Druck- oder Tastempfindung; 2. Wärmeempfindung; 3. Kälteempfindung; 4. Schmerzempfindung.

Die verschiedenen Qualitäten sind in verschiedenen Nervenendigungen in der Haut localisirt. Es giebt Stellen, deren Erregung nur Tastempfindung auslöst, sogenannte Druckpuncte; ferner giebt es davon unterscheidbar: Wärmepuncte, Kältepuncte, Schmerzpuncte.

a) Die Druck- oder Tastempfindung.

Sie wird hervorgerufen durch mechanische Reizung der Haut. Ueber die Art der Erregung der sensiblen Nerven in der Haut ist noch nichts bekannt. Erregung der druckempfindlichen Hautsinnes-

apparate findet nur da statt, wo gedrückte und nicht gedrückte Hautstellen an einander grenzen. Taucht man z. B. einen Finger in Quecksilber, so hat man an den tief eingetauchten Stellen keine Druckempfindung, wohl aber in dem Kreis, der die Grenze zwischen Quecksilber und Luft am Finger darstellt.

Das kleinste Gewicht, das noch Druckempfindung bewirkt, ist an verschiedenen Hautstellen verschieden gross. An der Stirne genügt ein Gewicht von 0,002 g auf 9 qmm Grundfläche, um Druckempfindung zu erzeugen. An den Stellen mit dicker Epidermis ist ein grösseres Gewicht nöthig.

Begünstigt wird das Zustandekommen der Druckempfindung durch die feinen Haare der Haut, offenbar weil sie den Druck hauptsächlich aufnehmen und auf wenige Puncte concentriren.

Die Intensität der Druckempfindung ist um so grösser, je grösser der ausgeübte Druck ist. Die Unterschiedsempfindlichkeit für zwei verschieden grosse Druckreize richtet sich nach dem Weber'schen Gesetze, d. h. der eben merkliche Reizzuwachs ist um so grösser, je grösser der schon vorhandene Reiz war. Zwei Gewichte werden als verschieden schwer empfunden, wenn sie sich verhalten wie 29 : 30.

Folgt eine Reihe von Stössen auf eine Hautstelle sehr schnell auf einander, so verschmelzen die von den einzelnen Stössen herrührenden Druckempfindungen zu einer constanten Empfindung. Indess ist die Zahl der Stösse in der Secunde, die nöthig ist, um eine constante Empfindung zu geben, sehr gross. Noch 460 Stösse in einer Secunde können gesondert von einander wahrgenommen werden.

b) und c) **Die Wärme- und die Kälteempfindung.**

Sie entstehen entweder, wenn bei gleichbleibender Wärmeabgabe von der Hautoberfläche die Wärmezufuhr zur Haut vermehrt oder vermindert wird, oder wenn bei gleicher Wärmezufuhr die Abgabe vermindert oder vermehrt wird. Letzteres ist z. B. der Fall bei Berührung der Wärme- resp. Kältepuncte mit warmen oder kalten Körpern. Die Veränderung der Temperatur der Hautsinnesorgane bewirkt also Temperaturempfindungen; die absolute Temperatur wird nicht empfunden.

Die Unterscheidung von Temperaturdifferenzen ist am feinsten, wenn die Körper, die die Haut berühren, Temperaturen von 27—33° haben. Man unterscheidet dann Temperaturdifferenzen von wenigen Hundertel von Graden. Für höhere und niedrigere Temperaturen ist das Unterscheidungsvermögen geringer.

d) **Schmerzempfindung.**

Während man bisher annahm, dass der Schmerz durch sehr intensive Reizung jedes sensiblen Nerven hervorgerufen werden könne, haben neuere Untersuchungen ergeben, dass es besondere Fasern giebt, deren isolirte Reizung nur Schmerzempfindung und keine Tast- oder Temperaturempfindung hervorruft. Die Endigungen dieser Nerven heissen Schmerzpuncte. Die Erregung der Schmerzempfindung kann durch verschiedenartige Reize (mechanische, thermische, chemische, elektrische) hervorgebracht werden. Die von aussen einwirkenden Reize müssen, um Schmerzempfindung hervorzurufen, stärker sein, als um Tast- oder Temperaturempfindung zu erregen. Die Intensität der Schmerzempfindung nimmt ausser mit der Reizstärke auch zu mit der Ausdehnung der gereizten Hautstelle.

3. **Die Localisation der Empfindungen in der Haut. Der Ortssinn.**

Die vom Hautsinn herrührenden Empfindungen sind verknüpft mit der Vorstellung eines bestimmten Ortes der Haut, an dem wir gemäss Erfahrung die Ursache der Empfindung suchen. Wir vermögen auf Grund dessen den gereizten Ort anzugeben.

Man prüft die Feinheit des Ortssinnes dadurch, dass man untersucht, wie weit zwei gleichzeitig gereizte Stellen der Haut von einander entfernt sein müssen, damit man die beiden Reizorte als getrennt wahrnehmen kann. Die Prüfung geschieht beim Tastsinn mittelst Aufsetzen der Spitzen eines Tasterzirkels auf die Haut. Es ergiebt sich, dass der Ortssinn an verschiedenen Stellen der Haut verschieden fein ist. Z. B. beträgt die eben merkliche Entfernung der Reizorte

an der Zungenspitze	1	mm
„ „ Fingerkuppe	2	„
„ „ Lippe	4,5	„
„ „ Stirn	22	„
am Handrücken	31	„
„ Oberarm und Oberschenkel .	68	„

Ein Bezirk der Hautoberfläche, innerhalb dessen zwei Reize nicht getrennt empfunden werden, nennt man **Empfindungskreis.**

Die Empfindungskreise sind nicht einzeln anatomisch von einander abgrenzbar, sondern überdecken sich gegenseitig. Zwei berührte Puncte werden dann von einander getrennt wahrgenommen, wenn ihr Abstand von einander grösser ist, als der Durchmesser

eines Empfindungskreises. Der Durchmesser der Empfindungskreise ist an verschiedenen Hautstellen (entsprechend der Feinheit des Ortssinnes) verschieden gross.

Kapitel XXVI. **Organempfindungen.**

Die Organempfindungen sind Empfindungen, deren adäquate Reize in Zustandsänderungen der Organe durch innere Vorgänge bestehen, durch welche die in den Organen befindlichen sensiblen Nerven gereizt werden.

Hier ist zu erwähnen:

1. Von allen Organen des Körpers können Schmerzempfindungen ausgehen. Die Qualität dieser Sinnesempfindung ist nicht anders als die Qualität der Hautschmerzempfindung. Das Localisationsvermögen für den Schmerz in den Organen ist aber ein sehr unvollkommenes.

2. Die Empfindung des Grades der Anspannung contrahirter Muskeln. Diese Empfindung ermöglicht es uns, die Grösse gehobener Gewichte zu schätzen; die Muskelsensibilität ist zu messen durch die Bestimmung der Genauigkeit, mit der gehobene Gewichte geschätzt werden.

Diese Empfindung kommt zu Stande durch Reizung der sensiblen Nerven nicht nur in den Muskeln, sondern auch in den zugehörigen Sehnen. Die Sehnennerven scheinen sogar grössere Bedeutung für die Empfindung der Spannung zu haben, als die Muskelnerven, welche letztere eher Empfindungen vermitteln, die über den Grad der Leistungsfähigkeit der Muskeln Aufschluss geben (Ermüdungsempfindung).

3. Die Wahrnehmung der Lage der Glieder des Körpers wird wahrscheinlich wesentlich durch die Gelenksensibilität vermittelt, die als dem Tastsinn der Haut verwandt anzusehen ist.

Muskel-, Sehnen- und Gelenksensibilität zusammen orientiren über die Stellungen und Bewegungen unseres Körpers.

Centripetale Fasern aus Muskeln, Sehnen und Gelenken vermitteln auch reflectorisch coordinirte Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts. Es treten Störungen in diesen Bewegungen ein, wenn diese centripetalen Bahnen leitungsunfähig geworden sind, z. B. bei Rückenmarkschwindsucht (siehe S. 218).

Von manchen Autoren wird übrigens angenommen, dass die

Empfindung der Muskelanstrengung dadurch zu Stande kommt, dass der Grad der Innervationsstärke der motorischen Nerven in den Centralorganen uns direct zum Bewusstsein kommt.

4. Es giebt schliesslich noch eine Zahl von Organempfindungen, die von so unbestimmtem Character sind, dass über sie zur Zeit noch wenig Sicheres auszusagen ist; ihre Erkenntniss ist erschwert dadurch, dass sie vielfach von starken Gefühlen (Gefühl der Lust und Unlust) begleitet sind, durch die ihre Qualität verdeckt wird. Man bezeichnet sie als „Gemeingefühle" oder „Gemeinempfindungen". Hierher gehören z. B. Hunger, Durst, Kitzel, Jucken, Kriebeln, Schauder, Anstrengung, Ermüdung, Wohlbehagen, Unbehagen, Schwindel u. s. f.

Von besonderem physiologischen Interesse sind von diesen Organempfindungen noch Hunger und Durst, weil sie die Veranlassung zur Aufnahme fester und flüssiger Nahrung bilden.

Hungerempfindung ist die Empfindung einer Leere des Verdauungscanals, die bei Anfüllung des Magens selbst mit unverdaulichen Substanzen wieder verschwindet. Bei der Erregung der Hungerempfindung scheinen demnach wesentlich die sensiblen Nerven des Magens und des Darmes betheiligt zu sein. Bei langdauerndem Hunger tritt allerdings noch eine undefinirbare Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfniss ein.

Durst ist eine Empfindung von Trockenheit im Rachen, die verschwindet, wenn man die Gaumen- und Rachenschleimhaut befeuchtet. Die Durstempfindung ist demnach bedingt dadurch, dass die sensiblen Nerven dieser Schleimhaut durch Austrocknen erregt werden.

---

3. Abschnitt. Die Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung.

Kapitel XXVII. Die Zeugung.

Durch **Urzeugung** (Generatio aequivoca), d. i. Entstehung lebendiger Substanz aus lebloser Materie, müssen zwar die ersten Lebewesen entstanden sein; gegenwärtig kommt aber Urzeugung, soweit bekannt, nicht mehr vor, sondern nur Zeugung durch **Fortpflanzung**, bei der neue Lebewesen aus abgetrennten Theilen schon bestehender Lebewesen sich entwickeln.

Die Fortpflanzung kann sein:

a) eine **ungeschlechtliche** (Zeugung durch Theilung, Knospung, Sporenbildung); hierbei entwickelt sich ein abgetrenntes Stück eines Lebewesens zu einem neuen Individuum;

b) die **geschlechtliche** Fortpflanzung, bei der zwei geschlechtlich differenzirte Zellen (das Ei und die Samenzelle) sich vereinigen und zusammen zu einem neuen Lebewesen sich entwickeln. Die beiden Geschlechtszellen können entweder nur einem Individuum entstammen oder zwei geschlechtlich verschiedenen Individuen (Mann und Weib).

Der Mensch pflanzt sich fort durch geschlechtliche Zeugung, indem sich die vom Weibe gelieferte Eizelle mit der dem Manne entstammenden Samenzelle vereinigt und zum neuen Individuum entwickelt.

§ 1. Die männlichen Geschlechtsproducte und ihre Bildung.

1. Die Zusammensetzung des Samens.

Der Samen ist eine zähflüssige, weisslich trübe, eigenthümlich riechende, neutral oder alkalisch reagirende Flüssigkeit, in der körperliche Elemente, die Samenfäden oder Spermatozoën, suspendirt sind. Der Samen enthält 82% Wasser, 18% feste Bestandtheile, darunter hauptsächlich Eiweisskörper, ferner Lecithin, Cholesterin, Fette, Salze und schliesslich das Spermin, d. i. Diäthylendiimin:



$$C_2H_4 < {NH \atop NH} > C_2H_4,$$

eine Base, die im Samen als phosphorsaures Salz vorhanden ist und beim Eintrocknen des Samens kristallinisch ausfällt. Die Spermatozoën enthalten die gewöhnlichen Bestandtheile kernreicher Zellen: Eiweiss, Nucleoalbumin, Nucleïn, Nucleïnbasen.

Die Samenkörper, Samenfäden oder **Spermatozoën**, sind Zellen, die aus einem birn- oder eiförmigen Kopf und einem daran sich ansetzenden stäbchenförmigen Mittelstück bestehen, welch letzteres übergeht in einen fadenförmig verlängerten Schwanz. Der ganze Samenfaden des Menschen ist 0,05 mm lang. Die Zellen sind protoplasmaarm, der Kopf ist der Kern, das Mittelstück und der Schwanz sind das Protoplasma.

Die Samenfäden bewegen sich durch die geisselförmige Bewegung des Schwanzes, wobei sie zugleich Drehungen um ihre Längsachse ausführen. Die Bewegung der Samenfäden ist am kräftigsten gleich nach der Entleerung des Samens. Sie wird begünstigt durch schwach alkalische Reaction. Stark alkalische sowie saure Reaction hemmt die Bewegung. In dem weiblichen Genitalcanal erhalten sich die Samenfäden sehr lange beweglich.

2. Die Bildung des Samens.

Die Bildung der Spermatozoën erfolgt in den gewundenen Canälchen der Hoden. Gewisse Zellen der Wandung dieser Canälchen wandeln sich um zu den Spermatoblasten, die in die Canälchen hineinwachsen. Durch Zelltheilung und Loslösung der neugebildeten Zellen entstehen aus den Spermatoblasten die Spermatozoën. Dabei wird der Kern der neugebildeten Zelle zum Kopf, das Protoplasma zum Mittelstück und Schwanz des Spermatozoon. Ueber die morphologischen Vorgänge im Einzelnen, die sich bei der Bildung der Spermatozoën abspielen, lauten die Angaben der Autoren noch widersprechend. Im Hoden wird zugleich auch in noch unbekannter Weise eine Flüssigkeit gebildet, in der die Spermatozoën suspendirt werden. Die Samenbildung im Hoden geht wahrscheinlich continuirlich vor sich; sie wird begünstigt durch häufige Entleerung des Samens. Ein Einfluss des Nervensystems ist nicht bekannt. Der im Hoden gebildete Samen gelangt in die Samenleiter, wo er sich ansammelt. Wenn er bei der Ejaculation entleert wird, so mischen sich ihm die Secrete der Drüsen des Samenleiters, der Samenblasen, der Prostata und der Cowperschen Drüsen bei. Ueber die Secretion in diesen Drüsen sowie über die Beschaffenheit und Bedeutung der einzelnen Secrete ist kaum etwas bekannt. Das Secret der Prostata soll das Spermin

sowie den riechenden Stoff enthalten, die sich im gemischten Samen vorfinden.

3. **Entleerung des Samens.**

Die Entleerung des Samens erfolgt in der Weise, dass der Penis zunächst durch die Erection eine hierzu geeignete Gestalt erhält und dass darauf durch Muskelthätigkeit der Samen aus den Samenleitern und der Harnröhre ausgetrieben wird.

a) **Die Erection:**

Bei der Erection füllen sich die Blutgefässe des Penis stark an und verändern dadurch die Gestalt des Penis. Die Anfüllung der Blutgefässe kommt dadurch zu Stande, dass:

1. der Zufluss des Blutes gesteigert wird durch Erweiterung der zuführenden Arterien. Diese Erweiterung wird bewirkt durch vasodilatatorische Nerven, die Nervi erigentes (siehe S. 67);

2. der Abfluss des Blutes gehemmt wird durch Compression der Venae profundae penis. Die Compression dieser Venen geschieht durch Contraction des Musculus transversus perinei.

Das nervöse Centrum, von dem aus die Erection bewirkt wird, liegt im Lendenmark. Es kann erregt werden einmal reflectorisch durch Reizung sensibler Nerven des Penis, zweitens aber auch vom Grosshirn aus (durch sinnliche Vorstellungen).

b) **Die Ejaculation.**

Die Ejaculation ist die eigentliche Entleerung des Samens. Sie erfolgt dadurch, dass peristaltische Contractionen der Muskeln der Samenleiter und Samenblasen den Samen in die Harnröhre treiben, und dass dann durch rhythmische Contractionen der Musculi bulbo- und ischio-cavernosi der Samen aus der Harnröhre entleert wird. Der Weg zur Harnblase wird dabei durch die Erection des Caput gallinaginis abgeschnitten. Der Ejaculationsact kommt reflectorisch zu Stande nach Reizung der sensiblen Nerven des Penis. Das Centrum für den Ejaculationsact liegt im Lendenmark.

Die bei einer Ejaculation entleerte Menge des Samens beträgt 1—6 ccm.

§ 2. Die weiblichen Geschlechtsproducte und ihre Bildung.

1. **Das Ei.**

Die weibliche Keimzelle oder das Ei ist eine Zelle von kugeliger Gestalt; sie hat 0,15—0,2 mm Durchmesser; ihr Protoplasma heisst Eikörper oder Dotter, ihr Kern wird Keimbläschen, Vesicula

germinativa, genannt. Sie ist umhüllt von einer Membran, der Eihaut (Zona pellucida). An dem Eidotter unterscheidet man noch: 1. die eigentliche lebendige Substanz, das Protoplasma oder den Bildungsdotter, 2. das Deutoplasma oder den Nahrungsdotter, das nur als Nährmaterial dient. Im menschlichen Ei findet sich das Deutoplasma nur in geringen Mengen. Es ist in Form von Kugeln, den sogenannten Dotterkörnern, dem Protoplasma des Eies eingelagert. Bei manchen Thieren, z. B. bei Vögeln, kommt dagegen der Nahrungsdotter in erheblichen Mengen vor. Der Eikern ist meist kugelig, hell und doppelt conturirt; er schliesst den Keimfleck, Macula germinativa, ein. Die Eihaut ist 0,02—0,025 mm breit und radiär gestreift. Die radiäre Streifung beruht auf zahlreichen Porencanälchen, die die Eihaut quer durchziehen.

2. Die Bildung des Eies.

Das Ei findet sich im Eierstock in den Graaf'schen Follikeln, das sind kugelige Blasen, die im reifen Zustand 10—15 mm Durchmesser haben. Sie sind in das bindegewebige Stroma des Eierstockes eingebettet und umgeben von einer gefässhaltigen bindegewebigen Kapsel. Die innere Wand dieser Kapsel wird von mehrschichtigem Epithel, der Membrana granulosa oder germinativa ausgekleidet. Dieses Epithel findet sich an einer Stelle zu einem grösseren Zellenhaufen, dem Discus proligerus, entwickelt, in dessen Mitte das Ei liegt. Der Innenraum des Follikels zwischen dem Discus proligerus und der übrigen Follikelwand heisst Keimspalte; er ist gefüllt mit einer gelblichen eiweisshaltigen Flüssigkeit. Die Graaf'schen Follikel entstehen in folgender Weise: Die Oberfläche des Eierstocks ist mit Cylinderepithel, dem sogenannten Keimepithel überzogen, das auch die schlauchförmigen Einstülpungen der Ovarialoberfläche auskleidet. Diese schlauchförmigen Einstülpungen wachsen in die Tiefe. Sie werden durch das Ovarialstroma abgeschnürt. Die abgeschnürten Schläuche entwickeln sich zu den Graaf'schen Follikeln. In dem Keimepithel finden sich schon die runden Eizellen, die mit der Epithellage der Schläuche in die Tiefe wachsen. Die erste Anlage der Follikel: die Bildung des Primordialeies, erfolgt schon beim Embryo. Die Follikel haben anfangs nur 0,03 mm Durchmesser. Sie erhalten ihre volle Ausbildung zur Zeit der Geschlechtsreife. Bei ihrer Reifung rücken sie aus der Tiefe des Stroma gegen die Oberfläche des Eierstocks vor.

3. Die Lösung des Eies oder die Ovulation.

Die Lösung des Eies geschieht durch Bersten des reifen Graafschen Follikels. Es nimmt dabei die Grösse und Wandspannung des Follikels durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so zu, dass die Wand platzt[1]). Der Follikelinhalt, also auch das in die Zellen des Discus proligerus gehüllte Ei gelangt in den Anfangstheil der Tuben, deren Fimbrien sich fest an die Ovarialfläche anlegen. Das Ei wird vom Flimmerepithel durch die Tuben in den Uterus befördert.

Beim Menschen tritt die Eilösung in regelmässigen 4wöchentlichen Perioden auf. Sie ist begleitet von einer 2—3tägigen capillären Blutung der Uterinschleimhaut, der Menstruation. Der Blutung geht vorher eine Auflockerung der Schleimhaut mit Bildung einer Membran, der Decidua menstrualis, die nachher abgestossen wird. Bei einer Menstruation werden 100—200 g Blut entleert.

4. Die Eireife.

Der Befruchtung vorausgehen muss eine Veränderung des Eies, die man als Eireife bezeichnet. Es rückt dabei der Eikern nahe an die Eihaut und theilt sich durch indirecte Kerntheilung in zwei Kerne. Der eine von den beiden neugebildeten Kernen wird durch die Eihaut hindurch nach aussen ausgestossen. Man nennt ihn Richtungskörper. Dann erfolgt nochmals eine Kerntheilung und die Ausstossung eines zweiten Richtungskörpers. Der nun bleibende Kern rückt wieder in die Mitte des Eies. Er wird weiblicher Vorkern genannt.

§ 3. Die Vereinigung von Ei und Samenzelle oder die Befruchtung.

Die beim Begattungsact in die weibliche Scheide entleerten Spermatozoën wandern durch den Uterus und die Eileiter in den als Ampulle bezeichneten oberen Theil des Eileiters. Diese Bewegung erfolgt activ und zwar entgegengesetzt der Bewegungsrichtung, in der das Flimmerepithel die Samenfäden zu bewegen sucht.

Nach der Eilösung erfolgt die Befruchtung gewöhnlich in der Ampulle, indem eines der Spermatozoën in das Ei eintritt. Das Spermatozoon dringt in radiärer Richtung durch die Eihaut gegen

[1]) Die Stelle des Ovariums, an der der Follikel gesessen hat, vernarbt danach; die Narbe färbt sich durch eingelagertes Pigment gelb: Corpus luteum.

die Mitte des Eies vor. Sein Schwanz löst sich auf im Ei. Der Kopf quillt auf und wird zu dem männlichen Vorkern oder Spermakern. Der weibliche und der männliche Vorkern nehmen alsdann erheblich an Grösse zu und wandern nach dem Centrum des Eies auf einander zu. Sie gewinnen ein völlig gleiches Aussehen und sind nicht mehr zu unterscheiden. Nach Verlust der Kernmembran zerfällt der Kernfaden jedes Kernes in eine Anzahl schleifenartiger Stücke. Diese Kernfadenstücke vermischen sich. Damit ist die Grundlage zum Entstehen des neuen Lebewesens gegeben und aus der so vereinigten Ei- und Samenzelle entwickelt sich durch Kern- und Zelltheilung, sowie Zelldifferenzirung das neue Individuum.

Während unbefruchtete Eier bald zu Grunde gehen, wird das befruchtete Ei, das in etwa 3 Tagen durch die Tuben in den Uterus gelangt, dort festgehalten. Es senkt sich in eine Grube der Uterusschleimhaut, welche sich stark verdickt. Die Wände der Grube verwachsen mit der Eihaut und überwuchern das Ei. Die mit der Eihaut verwachsene Stelle der Uterusschleimhaut bildet später die Placenta.

Kapitel XXVIII. **Physiologie des Embryo.**

§ 1. Kurze Uebersicht über einige wichtige morphologische Daten[1]) der embryonalen Entwicklung.

Durch den **Furchungsprocess** theilt sich die vereinigte Ei- und Samenzelle in viele Zellen. Die gebildeten Zellen legen sich in einzelliger Schicht an die Eihaut, die sich nicht an der Zelltheilung betheiligt, an und lassen in der Mitte des Eies eine mit Flüssigkeit gefüllte Höhle, die Furchungshöhle, übrig. Das so entstandene Gebilde heisst Keimblase oder **Blastula.** Die einzellige Wandschicht heisst das **Ectoderm.** Die Keimblase erweitert sich unter fortwährender Zunahme der in der Furchungshöhle befindlichen Flüssigkeit. Unter dem Ectoderm bildet sich nun eine zweite Zellschicht, das **Entoderm.** Die Art der Bildung des Entoderms ist bei verschiedenen Thieren verschieden. Zwischen Ectoderm und Entoderm entsteht schliesslich an einer verdickten Stelle der Keimblase noch

---

[1]) Betreffs der ausführlichen Darstellung der Morphologie der Entwicklung muss auf die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte verwiesen werden.

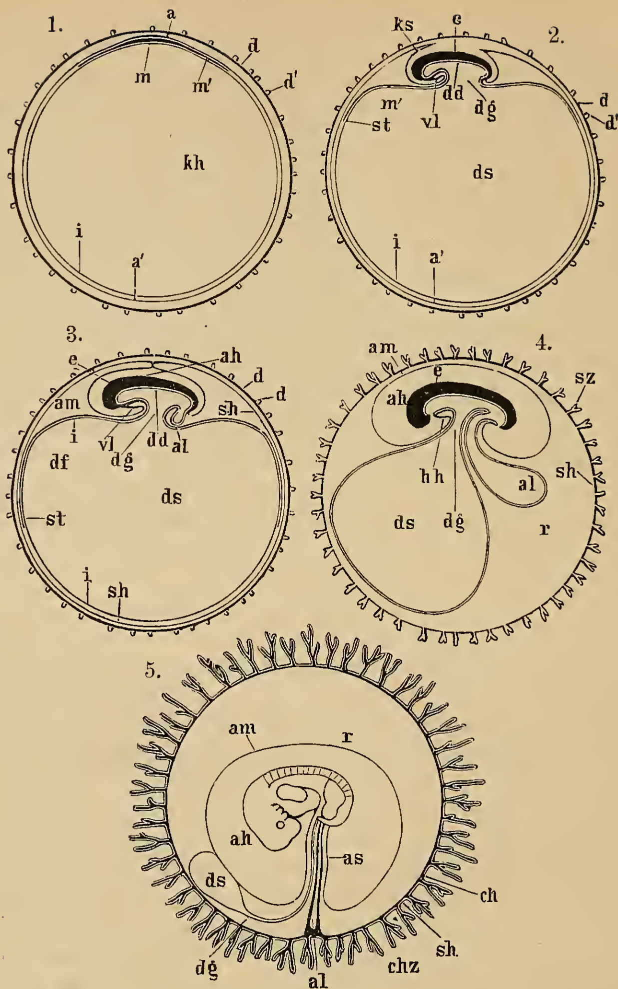


Fig. 53.
Entwicklung der Eihüllen des Säugethieres nach Kölliker.

1. Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage.
2. Bildung des Dottersacks und des Amnions.
3. Vereinigung der Amnionfalten zum Amnionsack. Bildung der Allantois.
4. Verkleinerung des Dottersacks, Wachsen der Allantois. Bildung der Mund- und Afteröffnung.
5. Rückbildung des Dottersacks, Allantois mit Chorion verwachsen, Vergrösserung der Amnionhöhle.

d: Zona pellucida. d': Zotte derselben. sh: Seröse Hülle. sz: Zotten. ch: Chorion. chz: Chorionzotten. am: Amnion. ks: Kopfscheide des Amnion. ah: Amnionhöhle. as: Nabelstrang mit Amnionscheide. aa': Ectoderm. i: Entoderm. mm': Mesoderm. dd: Embryonaler Theil des Entoderms (Darmdrüsenblatt). df: Area vasculosa. st: Sinus terminalis. kh: Keimblasenhöhle. ds: Dottersack. dg: Dottergang. al: Allantois. e: Embryo. r: Raum zwischen Chorion und Amnion. vl: Ventrale Leibeswand. hh: Herzhöhle.

eine dritte Schicht, das **Mesoderm.** Aus dem Ectoderm entstehen bei der Entwicklung das Hautepithel und das Hautdrüsenepithel, das Nervensystem, das Epithel der Sinnesorgane und die Linse. Aus dem Entoderm entstehen die Epithelien des Darmcanals und seiner Drüsen und das Epithel der Harnwege. Aus dem Mesoderm entstehen Blut und Blutgefässe, die Muskeln, das Bindegewebe und die Geschlechtszellen.

Die Verdickung der Keimblasenwand, an der die Mesodermbildung stattfindet, heisst **Keimscheibe;** es ist die erste Anlage des Embryo. Die Keimscheibe nimmt eine bisquitförmige Gestalt an; ihre Ränder krümmen sich alsdann einwärts und schnüren dadurch den unter der Keimscheibe befindlichen Theil der Keimblasenhöhle, d. i. die embryonale Darmhöhle, von dem übrigen Theile der Keimblasenhöhle, d. i. die Nabelblase oder der Dottersack, ab. Die Verbindung zwischen beiden Höhlen heisst, solange sie noch offen ist, Nabel- oder Dottergang (siehe Fig. 53). Das Ectoderm legt sich in einer Falte über der einwärts gekrümmten Keimscheibe zusammen. Das innere Blatt dieser Falte wächst über dem Embryo zusammen und bildet dadurch, dass es sich von der Keimblase abschnürt, die Schafhaut oder das **Amnion,** welches am Nabel in die Haut des Embryo übergeht. Das äussere Blatt der Falte legt sich an die Zona pellucida an und bildet mit dieser die seröse Hülle, später **Chorion** genannt. Auf der Oberfläche des Chorion entstehen zottenartige Auswüchse, die mit der Uterusschleimhaut verwachsen. Aus dem hinteren Theil der embryonalen Darmhöhle wächst eine schlauchförmige Ausstülpung, die **Allantois,** oder der Harnsack in den Raum zwischen Dottersack und Chorion vor, deren innerer (im Embryo gelegener) Theil zur Harnblase wird. Der Allantoisschlauch verlängert sich nach aussen, bis er in der 3. Woche das Chorion erreicht, er legt sich dann dem Chorion an und bildet mit ihm zusammen die **Placenta.** Das Lumen der Allantois schwindet bald und sie wird zu einem Strang, der aus Schleimgewebe besteht, und **Nabelstrang** heisst.

Chronologie der embryonalen Entwicklung.

1. Monat:
   1. Woche: Wanderung des befruchteten Eies durch die Tuben, Furchung, Bildung der Blastula und Gastrula.
   2. Woche: Die Keimblase vergrössert sich bis zu 5 mm Durchmesser, Zottenbildung an der Eihaut, Anlage des Embryo, Bildung der Rückenfurche und des Medullarrohrs.
   3. Woche: Embryo etwa 4 mm lang. Bildung des Amnion, des Dottersackes und der Allantois. Der Dotterkreislauf ist ausgebildet.

4. Woche: Embryo 8—11 mm lang. Die Extremitätenanlagen treten deutlich hervor. Die drei Hirnblasen sind vorhanden.
2. Monat: Der Embryo wächst bis zu 30 mm Länge. Der Dotterkreislauf geht zurück, der Placentarkreislauf entwickelt sich. Ausbildung des Gesichts, Rückbildung der Kiemenfurchen und hinteren Kiemenbögen, Gliederung der Extremitäten. Erste Ossificationspuncte im Schlüsselbein und Unterkiefer. Bauchhöhle geschlossen, Nieren angelegt.
3. Monat: Der Embryo wächst bis zu 70 mm Länge. Beginn der Geschlechtsdifferenzirung.
4. Monat: Länge des Fötus bis zu 17 cm, Gewicht bis zu 100 g. Geschlecht deutlich. Placenta wiegt 80 g. Erste zuckende Bewegungen der Extremitäten. Im Darm Meconium.
5. Monat: Fötus bis 30 cm lang, 280 g schwer. Kopf- und Wollhaare entstehen. Beginn der Talgsecretion. Die Placenta wiegt 178 g.
6. Monat: Fötus bis 34 cm lang, 700 g schwer. Das Fettpolster der Haut entwickelt sich. Kindsbewegungen. Früchte, in diesem Monat geboren, machen leichte Respirationsbewegungen, sind aber nicht lebensfähig.
7. Monat: Fötus bis 38 cm lang, 1300 g schwer. Früchte, in diesem Monat geboren, wimmern und sind zuweilen lebensfähig.
8. Monat: Fötus bis 42 cm lang, 1570 g schwer. Der Descensus testiculi tritt ein, das Kind ist lebensfähig.
9. Monat: Fötus bis 65 cm lang, 1970 g schwer.
   Die reife Frucht ist 50 cm lang, 3 kg schwer.

§ 2. Der Stoffwechsel des Embryo.

a) **Die Blutbewegung.**

Bei der Erörterung der Lehre vom embryonalen Kreislauf sind zwei Perioden zu unterscheiden: *α*) Die Zeit des Dotterkreislaufs, *β*) die Zeit des Placentarkreislaufs.

α) **Der Dotterkreislauf.** Die erste Anlage der Gefässe erfolgt in der Umgebung der Keimscheibe. Aus Zellen des Mesoderms entsteht hier eine Randvene (Sinus terminalis), von der die Blutgefässe in den embryonalen Körper hineinsprossen. Von der Wand der Vene aus wachsen nämlich solide Zellstränge in den Embryo hinein, die netzartig anastomosiren und die hohl werden unter Bildung von Intercellularräumen, welche sich mit Intercellularflüssigkeit füllen. Das Herz entsteht aus zwei symmetrischen, in der Kopfdarmhöhle sich bildenden Gefässrohren, den primitiven Aorten, die in der Mitte zusammen wachsen zu einem Schlauch. Aus diesem Herzschlauch entwickelt sich später das Herz, indem derselbe durch S-förmige Krümmung sich theilt in Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus. Durch eine Scheidewand, die in dem Herzschlauch entsteht, wird das rechte und das linke Herz gebildet. Aus dem Herz gehen ursprünglich zwei Aortenbogen hervor, welche die Arteriae omphalomesentericae abgeben. Die Verästelungen der letzteren führen durch

die Keimscheibe zur Randvene, während umgekehrt aus der Randvene Venen zum Herzen zurückführen. Der so entstandene Gefässhof heisst Area vasculosa. Das Herz fängt gleich nach seiner Anlage als Schlauch auch an, rhythmisch zu schlagen, so dass die Blutflüssigkeit, die in dem Gefässsystem sich gebildet hat, in Circulation versetzt wird. Bemerkenswerth ist, dass der Herzmuskel sich rhythmisch contrahirt zu einer Zeit, wo noch keine Ganglienzellen in ihm enthalten sind.

Durch den Dotterkreislauf wird dem Embryo Nahrungsmaterial zugeführt, das vom Blute aus dem Dottersack aufgenommen wird.

Die rothen Blutkörperchen entstehen zuerst in den sogenannten Blutpuncten oder Blutinseln, d. s. Zellenanhäufungen in den die Gefässe bildenden Zellsträngen. Die Zellen der Blutinseln bilden Blutfarbstoff, lösen sich los und sind dann frei in der Blutflüssigkeit suspendirt als kernhaltige rothe Blutkörperchen.

β) **Der Placentarkreislauf.** Aus der Bauchaorta, die entstanden ist aus der Vereinigung der primitiven Aortenbogen, gehen die beiden Arteriae umbilicales, die Nabelarterien, durch den Nabelstrang (die Allantoiswand) zu der Stelle hin, wo letzterer in das Chorion übergeht und wo die Anlage der Placenta sich befindet. Die Arterien gehen hier in Capillaren über. Aus diesen Capillaren sammelt sich das Blut in der Vena umbilicalis, der Nabelvene; diese geht durch den Nabelstrang zum Nabel und von da nach oben unter dem Leberrand her als Ductus venosus Arantii zur unteren Hohlvene.

Das rechte und das linke Herz sind zu dieser Zeit durch Scheidewände noch nicht vollständig getrennt. In der Vorhofscheidewand befindet sich noch ein Loch, die Valvula Eustachii. Auch die Lungenarterie und die Aorta sind noch durch den Rest eines primitiven Aortenbogen[1]) mit einander verbunden, den sogenannten Ductus Botalli. Das aus den Venen in den rechten Vorhof gelangende Blut strömt daher zum Theil durch die Valvula Eustachii direct in den linken Vorhof, von da in die linke Kammer und die Aorta weiter, zum Theil geht das Blut aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer und in die Lungenarterie und von hier direct durch den

[1]) Entsprechend den fünf Paar Kiemenbogen bilden sich auch fünf Paar Gefäss- oder Aortenbogen, die folgende Umwandlungen erleiden: Die beiden vordersten Paare obliteriren, das dritte Paar wird zur Carotis externa beiderseits, der vierte linke Bogen wird zur bleibenden Aorta, der vierte rechte zur Subclavia dextra, der fünfte linke wird zum Ductus Botalli und zur linken Lungenarterie, der fünfte rechte wird zur rechten Lungenarterie.

Ductus Botalli in die Aorta. Nur ein kleiner Theil des Blutes geht dabei durch die embryonalen Lungen selbst. Diese Anordnung des Blutkreislaufs wird begreiflich, wenn man bedenkt, dass der Gasaustausch des Blutes beim Embryo noch nicht in der Lunge erfolgt, dass also nur so viel Blut durch die Lungen fliessen muss, als zu deren Ernährung und Wachsthum nöthig ist. Wenn nach der Geburt die Lungenathmung eintritt, so wird die Vorhofscheidewand vollkommen hergestellt und der Ductus Botalli obliterirt.

Die **Placenta** ist ein sehr gefässreiches Gebilde, das aus zwei mit einander verwachsenen Theilen, einem uterinen und einem embryonalen, besteht. Die gefässhaltigen Zotten des embryonalen Theils ragen in weite Blutgefässräume, das sind die erweiterten Capillaren des uterinen Theiles der Placenta, hinein. Der grosse Reichthum der Placenta an Gefässen, die einerseits dem fötalen, anderseits dem mütterlichen Kreislauf zugehören, ermöglicht einen regen Stoffaustausch zwischen dem fötalen und dem mütterlichen Blut.

Die Bildung von rothen Blutkörperchen erfolgt während des Placentarkreislaufs hauptsächlich in der Leber und der Milz des Embryo.

Etwa von der Mitte der Schwangerschaft ab sind die embryonalen **Herztöne** zu hören, und zwar je nach Lage des Embryo an verschiedenen Stellen über dem Uterus. Es sind das frequente Doppeltöne, die oft begleitet sind von einem zischenden Geräusch, das durch die Circulation des Blutes in der Nabelschnur zu Stande kommt (das Nabelschnurgeräusch). Die Frequenz der Herztöne beträgt beim Embryo 120—160 in der Minute. Sie wird durch Bewegungen des Embryo vergrössert.

b) **Die Athmung.**

Hinsichtlich der Athmung sind beim Embryo auch zwei Perioden zu unterscheiden. In der ersten Periode, die mit der Periode des Dotterkreislaufs zusammenfällt, wird beim Embryo noch nicht durch besondere Organe Sauerstoff zugeführt und Kohlensäure abgeführt. Die eigentliche Athmung des Embryo beginnt erst mit dem Placentarkreislauf. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe des embryonalen Blutes findet aber nicht in der Lunge, sondern in der Placenta statt. Der Sauerstoff wird aus dem arteriellen mütterlichen Blut aufgenommen und die Kohlensäure an dieses Blut abgegeben.

Der Stoffwechsel des Embryo und dementsprechend auch das Athembedürfniss ist gering. Es genügt der Gasaustausch in der Placenta, um den Embryo im Zustande der Athemruhe (Apnoë) zu

erhalten. Freilich hört dieser Zustand sofort auf, wenn etwa durch Compression der Nabelschnur oder durch vorzeitige Lösung der Placenta der normale Gasaustausch des embryonalen Blutes gehemmt ist. Es kommt dann zu Sauerstoffmangel und zu Kohlensäureanhäufung im embryonalen Blut, wodurch das Athemcentrum erregt und so vorzeitige Athembewegungen ausgelöst werden.

Die Lungen entwickeln sich im Embryo als paarige Ausbuchtungen der ventralen Wand des Schlunddarms und sind noch luftleer (atelektatisch); die Alveolen sind zwar vorgebildet, aber collabirt, d. h. ausgefüllt von den Epithelzellen, die noch nicht abgeplattet sind. Ein negativer Druck im Pleuraraum ist noch nicht vorhanden. Wenn durch den ersten Athemzug nach der Geburt Luft eingesogen wird, so platten sich die Epithelzellen der Alveolen ab; die Alveolen selbst werden lufthaltig, und es entsteht nach einiger Zeit auch der negative Druck im Pleuraraum. Ueber die Ursache der Entstehung dieses negativen Drucks lauten die Angaben der Autoren noch widersprechend.

c) **Die Ernährung des Embryo.**

Alles Nahrungsmaterial, das der Embryo zu seinem Stoffwechsel und Wachsthum nöthig hat, bezieht er aus dem mütterlichen Organismus. Auch hinsichtlich der Ernährung sind zwei Perioden zu unterscheiden, von denen die eine mit der Periode des Dotterkreislaufs, die andere mit der Periode des Placentarkreislaufs zusammenfällt. Im ersteren Falle nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in's Blut auf aus dem Dottersack. In den Dottersack selbst gelangt das Nahrungsmaterial in der Weise, dass es aus den Gefässen der Uterusschleimhaut durch diese Schleimhaut und die Eihüllen transsudirt. Während des Placentarkreislaufs dagegen nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial aus dem mütterlichen Blut in der Placenta auf. Die Nahrungsstoffe transsudiren aus den mütterlichen Placentargefässen in die embryonalen Placentargefässe. Da der Dottersack nach Herstellung des Placentarkreislaufes für die Ernährung demnach keine Bedeutung mehr hat, so nimmt er auch an Grösse allmählich ab und verschwindet bis auf einen kleinen Rest, das Nabelbläschen.

d) **Die Secretionen des Embryo.**

1. **Das Meconium.**

Das Meconium ist eine dunkelbraungrüne Masse von pechartiger Consistenz, welche in dem Darmcanal des Embryo sich findet und bald nach der Geburt entleert wird. Es enthält 20—28% feste Bestandtheile, darunter Mucin, Gallensäuren, Gallenfarbstoffe (Bilirubin

und Biliverdin, aber kein Hydrobilirubin), Cholesterin, Fette, Seifen. Solche Substanzen, die, im Koth des Erwachsenen vorkommend, auf eine Darmfäulniss hinweisen, fehlen im Meconium. Das Meconium ist anzusehen als das Secret der Drüsen des Darmcanals, und seine Zusammensetzung weist darauf hin, dass an dieser Secretion sich hauptsächlich die Leber betheiligt.

Die Leber tritt schon frühzeitig auf als paarige Ausstülpungen der Darmwand in Form der primitiven Lebergänge, die sich verästeln zu den Gallengängen. Im 3. Monat secernirt sie schon.

2. **Die Bildung des Fruchtwassers.**

Das Fruchtwasser oder der Liquor amnii ist eine Flüssigkeit, die in der Amnionblase sich befindet und den Embryo umgiebt. Sie reagirt schwach alkalisch, ihr specifisches Gewicht schwankt innerhalb erheblicher Grenzen: 1,002—1,028. Sie enthält etwas Eiweiss, Salze und ferner Harnstoff, Allantoin und Kreatinin. Das Fruchtwasser wird nicht nur vom Embryo gebildet, sondern auch vom mütterlichen Organismus. Der Beweis, dass das Fruchtwasser zum Theil dem mütterlichen Organismus entstammt, ist erbracht durch die Beobachtung, dass indigschwefelsaures Natrium intravenös dem mütterlichen Organismus injicirt, in das Fruchtwasser übergeht, ohne im Embryo selbst gefunden zu werden. Doch ist das Fruchtwasser zum Theil auch ein Ausscheidungsproduct des Embryo, und zwar sein Harn, der in die Amnionhöhle entleert wird.

Bei der Entwicklung der Harnorgane entstehen zuerst die Urnieren oder die Wolf'schen Körper, das sind zwei beiderseits neben der Wirbelsäule gelegene langgestreckte drüsige Organe mit knäuelförmig gewundenen Harncanälchen, die an ihrem blinden Ende einen Gefässknäuel tragen, an ihrem freien Ende aber einmünden in einen gemeinsamen Gang, den Wolf'schen Gang. Dieser mündet in die Kloake, deren vorderer Theil durch die Anlage des Perineum zur Harnröhre wird. Später entstehen die bleibenden Nieren beiderseits durch Einstülpungen vom Schwanzende des Wolf'schen Ganges aus. Diese Einstülpungen verästeln sich. Die Verästelungen werden zu den Harncanälchen der Niere und an ihren blinden Enden legen sich die Gefässknäuel an. Der Wolf'sche Gang obliterirt beim Weibe, beim Manne wird er zum Samenleiter.

3. **Die Secretion von Hauttalg** erfolgt vom 5. Monat an. Der ausgeschiedene Hauttalg bildet auf der Haut eine fette Schicht, welche Vernix caseosa genannt wird.

Die Entfernung der Stoffwechselendproducte aus dem embryonalen Körper geschieht übrigens nicht nur durch drüsige Organe

(Leber und Niere), sondern sie kann auch erfolgen durch den Stoffaustausch des embryonalen Blutes mit dem mütterlichen Blut in der Placenta.

e) **Der Gesammtstoffwechsel.**

Die Gesammtstoffwechselgrösse ist beim Embryo sehr gering, weil das Bedürfniss einer grossen Wärmeproduction nicht vorliegt, denn die Wärmeabgabe des Embryo ist verschwindend klein. Auch Muskelbewegungen, welche die Stoffwechselgrösse steigern könnten, kommen beim Embryo nur in geringerem Maasse vor. Das zugeführte Nahrungsmaterial dient daher hauptsächlich zum Wachsthum der Frucht.

§ 3. Erscheinungen des Kraftwechsels und der Kraftauslösung beim Embryo.

a) **Muskelbewegungen.**

Die erste Anlage der Skeletmuskeln findet sich im 2. Monat der Schwangerschaft.

Muskelbewegungen treten beim Embryo, wenn wir absehen von der Bewegung des Herzens, zuerst auf im 5. bis 6. Monat der Schwangerschaft. Sie bestehen in stossenden Bewegungen der Glieder gegen die Uteruswand.

Die Kindsbewegungen scheinen reflectorisch zu Stande zu kommen; sie werden stärker, wenn man die Frucht durch die Bauchwand der Schwangeren hindurch stösst oder drückt.

Am Ende der Schwangerschaft treten auch zuweilen schwache rhythmische Athembewegungen auf, ferner kommen Saug- und Schluckbewegungen vor, was daran zu erkennen ist, dass sich verschlucktes Fruchtwasser im Fötus findet.

b) **Die Entwicklung der Functionen des Nervensystems.**

Anhaltspuncte zur Beurtheilung der Entwicklung der Functionen des Nervensystems liefern die Untersuchungen über die Markscheidenentwicklung. Die Nervenfasern besitzen nicht gleich vom Beginn ihrer Entstehung ab ihr Nervenmark, sondern erhalten dieses später, und zwar functionell verschiedene Nervenfaserstränge zu verschiedenen Zeiten. Die Markscheidenentwicklung lässt sich leicht untersuchen, weil die marklosen Faserstränge grau, die markhaltigen weiss aussehen. Es ist anzunehmen, dass die Function der Nervenfaserstränge erst dann vollständig ausgebildet ist, wenn die Markscheiden sich entwickelt haben.

Im Rückenmark entwickelt sich zuerst das Mark in den

Nerven der hinteren und vorderen Wurzeln, d. h. den Fasern, welche die directen Reflexbahnen bilden. Danach erhalten ihr Mark die Vorder- und Seitenstranggrundbündel und die Burdach'schen Stränge, d. s. Bündel, welche hauptsächlich Fasern für die indirecten Reflexbahnen enthalten. Sodann entwickelt sich das Mark der langen sensiblen Bahnen, die zum Gehirn führen und zuletzt erst das Mark der langen motorischen Bahnen, die aus dem Gehirn führen. Aus dieser Reihenfolge der Markscheidenentwicklung ergiebt sich, dass im Rückenmark zunächst die einfachsten Reflexe auftreten, dass dann die complicirteren ausgebreiteteren Reflexe folgen, und dass erst danach die Bahnen sich entwickeln, welche das Zustandekommen der Sinnesempfindungen und der willkürlichen Bewegungen vermitteln.

Auch in den Stabkranzfasern für die Sinnessphären des Grosshirns entwickeln sich zuerst die centripetalen Nerven, danach erst die entsprechenden centrifugalen, so dass also die Bedingungen zum Entstehen von Sinnesempfindungen früher gegeben sind, als die Bedingungen zum Entstehen von willkürlichen Bewegungen. Die Fasern für die Sinnessphären entwickeln sich übrigens zum Theil erst nach der Geburt (siehe S. 293).

Im verlängerten Mark dagegen kommen frühzeitig Zellengruppen vor, deren Achsencylinderfortsätze in Fasern der Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarks übergehen (also centrifugale Fasern); diese Fasern lassen ihre Markscheiden schon zu einer Zeit erkennen, wo die sensiblen Wurzeln des verlängerten Marks noch kein Nervenmark besitzen. Jene Zellen und Fasern sind also schon fertig ausgebildet und functionsfähig zu einer Zeit, wo die hinteren Wurzeln noch embryonal erscheinen. Das weist darauf hin, dass diese Centren automatisch und nicht reflectorisch thätig sind. Die sensiblen Nerven wirken nach ihrer Fertigstellung auslösend, eventuell regulirend auf diese Centren ein, welche schon vorher existirten und functionsfähig waren. Es ist hier zu erinnern an die Thatsache, dass im verlängerten Mark die für die Erhaltung der vegetativen Function wichtigen automatisch thätigen Nervencentren liegen.

Ueber die physiologische Entwicklung der Sinnesorgane im Embryo ist wenig zu sagen. Für das embryonale Leben können überhaupt nur der Tastsinn und der Schmerzsinn, vielleicht noch einige Organempfindungen, in Betracht kommen. Diese vermitteln offenbar die reflectorisch entstehenden Kindsbewegungen.

§ 4. Die Geschlechtsdifferenzirung.

Die Geschlechtsorgane entwickeln sich, indem an der ventralen Seite der Urniere die Keimdrüse und ein besonderer Gang, der Müller'sche Gang, entsteht, der ungefähr parallel dem Wolf'schen Gang verläuft und auch in die Kloake ausmündet. Beim Manne wird die Keimdrüse zum Hoden, die Urniere zum Nebenhoden, und der Wolf'sche Gang zum Samenleiter, der Müller'sche Gang dagegen obliterirt bis auf ein ganz kleines Rudiment, den Utriculus masculinus. Beim Weibe wird die Keimdrüse zum Eierstock, der Müller'sche Gang zur Tube, die Einmündung der Müller'schen Gänge in die Kloake erweitert sich zum Uterus. Der Wolf'sche Gang verschwindet. Ueber die Ursache dieser Geschlechtsdifferenzirung ist nichts bekannt.

Kapitel XXIX. Vorgänge im mütterlichen Organismus während der Schwangerschaft, der Geburt und des Wochenbetts.

Die Entwicklung der Frucht im Mutterleibe geht einher mit folgenden Veränderungen im mütterlichen Organismus. Der Uterus zeigt eine Zunahme der Zahl und Grösse seiner Muskelfasern. Dadurch kommt eine gewaltige Massenzunahme des ganzen Uterus zu Stande. Während der jungfräuliche Uterus eine Länge von 7 cm, eine Breite von 3,2 cm und ein Gewicht von 30,0 g hat, ist der Uterus am Ende der Schwangerschaft 37 cm lang, 26 cm breit und wiegt ungefähr 1 kg. Das intermusculäre Bindegewebe lockert sich und vermehrt sich auch, ebenso vermehren sich Blutgefässe, Nerven und Lymphgefässe. Die Uterusschleimhaut nimmt an Dicke zu, überwuchert das Ei und wird zur äusseren Eihaut, der Decidua. Der der Uteruswand anliegende Theil der Decidua heisst Decidua vera, der das Ei überwuchernde Theil ist die Decidua reflexa. Das placentare Stück der Decidua vera wird Decidua serotina genannt. Mit zunehmender Grösse steigt der Uterus in das grosse Becken, drängt die Baucheingeweide zur Seite und das Zwerchfell in die Höhe. Die Ovulation und die Menstruation bleiben während der Schwangerschaft aus.

Die Brüste schwellen schon in den ersten Monaten der Schwangerschaft an; die Warzen und der Warzenhof färben sich dunkler, die

Milchdrüsen entleeren theils spontan, theils auf Druck eine helle wässerige Flüssigkeit.

Der Stoffwechsel ist während der Schwangerschaft erhöht.

Die Schwangerschaft dauert vom Tage der letzten Menstruation an gerechnet etwa 270—280 Tage.

Die Ausstossung des reifen Eies am Ende der Schwangerschaft oder die **Geburt** erfolgt dadurch, dass die Muskeln des Uterus sich periodisch contrahiren und so auf den Inhalt desselben einen Druck ausüben. Die Drucksteigerung im Uterusinhalt bei den Contractionen kann bis zu 100 mm Quecksilbersäule betragen. Durch die Contraction wird das Ei gegen den Cervicalcanal gedrückt. Dieser erweitert sich und verstreicht, so dass Gebärmutterhöhle und Scheide schliesslich einen gemeinsamen Schlauch bilden. Die Eihäute (die von der Uterusschleimhaut gebildete Decidua reflexa, das Chorion und das Amnion) zerreissen, das Fruchtwasser fliesst ab. Durch weitere Contractionen des Uterus wird das Kind durch die Scheide und das Becken durchgetrieben und in der Regel mit dem Kopfe voran ausgestossen. Begünstigt wird das Austreiben des Kindes durch Mitbetheiligung der Bauchpresse. Bald nach der Geburt des Kindes wird durch weitere Contractionen der Uteruswand auch die Placenta abgelöst und unter mässiger Blutung sammt den Eihäuten ausgestossen (Nachgeburt).

Die Innervation des Uterus erfolgt durch Nerven, die durch die untersten Thoracal- und die 3. und 4. Lumbalwurzeln austreten. Ein Theil davon verläuft zunächst in sympathischen Bahnen und gelangt von da zur Uterusmusculatur. Ein anderer Theil der Nerven geht direct durch die Sacralnerven zum Uterus. Das Centrum für die Uteruscontractionen liegt im Lendenmark. Es wird reflectorisch erregt durch Reize, die ihm von centripetalen Uterusnerven zugeleitet werden. Diese centripetalen Nerven werden gereizt durch die Spannung, in welche der wachsende Fötus die Uteruswand versetzt. Bei Hunden, deren Lendenmark von dem übrigen Centralnervensystem isolirt wurde, ist noch ein normaler Verlauf des Geburtsactes beobachtet worden.

Die Dauer des ganzen Geburtsactes ist verschieden. Bei Erstgebärenden kann sie bis zu 20 Stunden betragen, bei Mehrgebärenden weniger. Während des Geburtsactes nehmen die Uteruscontractionen allmählich an Intensität, Dauer und Häufigkeit zu, bis zur Austreibung des Kindes. Die Contractionen sind mit Schmerzen verbunden und werden desshalb Wehen genannt. Bei jeder Wehe zeigt sich eine

mässige Steigerung der Temperatur und Pulsfrequenz sowie Schweisssecretion.

Nach der Geburt bildet sich der Uterus zurück und nimmt seine normale Gestalt wieder an, indem viele Muskelzellen der fettigen Degeneration anheimfallen. Die Innenfläche des Uterus erhält eine neue Epitheldecke, etwa nach 4 Wochen ist die Regeneration der Schleimhaut beendigt. Solange die Schleimhaut noch nicht regenerirt ist, verhält sie sich wie eine Wundfläche und scheidet dementsprechend Wundsecret ab. Dieses Secret, das nach aussen ausfliesst, heisst Wochenfluss oder Lochien. Die Lochien sind in den ersten Tagen blutig, vom 5. Tage an serös, später werden sie weisslichgrau.

Die Brüste schwellen am 2.—3. Tage nach der Geburt stark an. Das anfangs entleerte Secret — das Colostrum —, eine dicke, gelblich gefärbte Flüssigkeit, enthält Colostrumkörperchen (siehe S. 96), vom 3. Tage an wird das Secret zur eigentlichen Milch. Die darauf folgende Lactationsperiode dauert etwa 10 Monate. Während der Lactationsperiode bleibt meist die Menstruation aus.

Kapitel XXX. Die Entwicklung des Körpers nach der Geburt.

§ 1. Das Säuglingsalter.

Das Säuglingsalter ist die Zeit, in der der Körper sich nur von flüssiger Nahrung und zwar von Milch ernährt. Da die Bildung der ersten Zähne den Beginn der Zeit kennzeichnet, in der auch feste Speisen aufgenommen werden können, so ist das Säuglingsalter demnach zu rechnen von der Geburt bis zur ersten Dentition.

a) **Der Kreislauf und die Athmung des Säuglings.**

Gleich nach der Geburt hört die Circulation in den Nabelgefässen auf. Die Nabelschnur schrumpft ein. Schneidet man sie alsdann an, so tritt in der Regel keine Blutung auf. Um jedoch eine mögliche Nachblutung aus der Nabelschnur zu verhindern, pflegt man sie zu unterbinden und dann jenseits der unterbundenen Stelle durchzuschneiden. Thiere beissen die Nabelschnur durch. Der am

Kinde bleibende Rest der Nabelschnur trocknet ein und fällt nach einigen Tagen ab. Der Nabel selbst eitert noch einige Zeit und vernarbt nach 12—14 Tagen.

Gleich nach der Geburt erfolgt der erste Athemzug. Dabei füllen sich die Alveolen der Lungen mit Luft und ihre Epithelien werden abgeplattet. Nach dem ersten Athemzuge strömt das Blut in reichlicherem Maasse durch die Lungengefässe. Der Ductus arteriosus Botalli obliterirt allmählich, und auch die Scheidewand zwischen beiden Vorhöfen stellt sich vollständig her. Ferner obliteriren die im Körper befindlichen Reste der Nabelarterien und -Venen zu bindegewebigen Strängen.

Die Pulsfrequenz beträgt in den ersten Wochen 120—140 Schläge in der Minute, im 2. Jahre 110. Die Zahl der Athemzüge beträgt bei Neugeborenen 44 in der Minute, später bis zum 3. Jahre 35—40.

b) **Die Ernährung und das Wachsthum des Säuglings.**

Die normale Nahrung für den Säugling ist die Muttermilch. Jeder Ersatz für die Muttermilch (z. B. Kuhmilch oder künstliche Präparate) ist nur als Nothbehelf anzusehen und wird sehr häufig vom Säugling auch schlecht vertragen. Das durchschnittliche Quantum Milch, welches der Säugling zu sich nimmt, ist folgendes:

am 1. Tag 30 g, am 2. Tag 150 g,
„ 3. „ 400 „ „ 4. „ 550 „,

nach 1 Monat 650, nach 3 Monaten 750, nach 4 Monaten 850, nach 6—9 Monaten 950 g.

Die Länge des Kindes beträgt bei der Geburt ca. 50 cm. Der Säugling wächst im 1. Monat um 4, im 2. Monat um 3, im 3. Monat um 2 und in den folgenden Monaten um 1—1,5 cm. Die gesammte Zunahme beträgt im 1. Jahre etwa 20 cm, im 2. 9, im 3. 7 cm. Das Gewicht des Neugeborenen ist bei der Geburt rund 3 kg. Unmittelbar nach der Geburt verliert das Kind etwas an Gewicht und zwar im Ganzen etwa 100—300 g. Dann steigt das Gewicht wieder und ist nach etwa 10 Tagen wieder gleich dem bei der Geburt. Während der ersten 5 Monate nimmt das normal ernährte Kind täglich im Durchschnitt 20—30 g zu; während der 7 folgenden täglich 10—15 g. Nach einem Jahre wiegt das Kind etwa 9 kg.

In den ersten Tagen nach der Geburt entleert das Kind durch den After das Meconium. Später sind Stuhlentleerungen des Säuglings bei normaler Verdauung gelblich und ziemlich gebunden.

c) **Das Nervensystem und die Sinne des Säuglings.**

Ueber die physiologische Entwicklung des Nervensystems beim Säugling ist folgendes zu sagen. Angeboren sind gewisse Reflexe

und auch coordinirte Bewegungsvorgänge, und zwar diejenigen, die für die Erhaltung des Lebens von Bedeutung sind (Athembewegungen, der Saug- und Schluckact). Das Saugen erfolgt beim Säugling reflectorisch, wenn ein Gegenstand seine Lippen berührt. Diejenigen coordinirten Bewegungen, die dem Stehen und Gehen dienen, finden sich beim menschlichen Säugling nicht gleich nach der Geburt, sondern werden erst erlernt am Ende des 1. oder im 2. Lebensjahre, die coordinirten Bewegungen für die Sprachbildung ebenfalls zu dieser Zeit oder noch später. Die Reflexerregbarkeit ist im Säuglingsalter grösser als beim Erwachsenen. Reflexkrämpfe kommen z. B. nach verhältnissmässig geringen sensiblen Reizen vor (Zahnkrämpfe, Wurmkrämpfe).

Die Leitungsbahnen für die Sinnessphären des Grosshirns sind zur Zeit der Geburt noch nicht alle markhaltig. Die Bahnen für die Sehsphäre entwickeln ihr Mark erst zur Zeit der Geburt, die Bahnen für die Hörsphäre erst nach der Geburt. Die Associationsfasern entwickeln sich erst vom 3. Monat nach der Geburt ab.

Was die Entwicklung der Sinne anlangt, so liegen folgende Angaben über die des Gesichtssinnes vor: Etwa in der 5. Woche treten Fixation, associirte Augenbewegungen, Lidschlussreflexe durch Belichtung der Macula lutea und accommodative Pupillenreaction auf; dagegen erfolgt erst im 5. Monat die Entwicklung einer Orientirung im Gesichtsfeld, Blickbewegungen, Lidschlussreflex auch von der Peripherie der Retina her. Bis zum 5. Monate werden die excentrischen Gesichtseindrücke nicht verwerthet. Das Kind benimmt sich so, als ob sein Gesichtsfeld hochgradig eingeengt wäre. Ein fixirtes Object wird von der 5. Woche ab schon mit Augenbewegungen verfolgt, während excentrisch bewegte Objecte in der ersten Zeit keine Augenbewegungen zur Fixation auslösen. Der Säugling sieht im Anfang die Gegenstände noch nicht körperlich und es fehlt ihm ein Urtheil über die Grösse und Entfernung der Objecte. (Das Kind greift nach dem Mond.) Ferner wird angegeben, dass der Farbensinn nicht von Geburt an schon vorhanden sei. Die Farbenempfindung soll sich erst vom 16. Lebensmonate an entwickeln und die vollendete Farbenempfindung sogar erst im 5. oder 6. Lebensjahre vorhanden sein und zwar zuerst im Centrum, später in der Peripherie der Netzhaut.

Die übrigen Sinne sind von Geburt an schon in Function, doch wird angegeben, dass der Gehörsinn zuerst noch unvollkommen entwickelt sei; dem entspricht auch die mangelhafte Entwicklung der Bahnen für die Hörsphäre beim Neugeborenen.

Der Uebergang des Säuglingsalters in das Kindesalter ist bezeichnet durch die erste Dentition. Die ersten Zähne, die sogenannten Milchzähne, entwickeln sich in folgender regelmässigen Reihenfolge. Es entstehen:

Zwischen 7. und 8. Monat: die beiden mittleren unteren Schneidezähne,
„ 8. „ 10. „ die 4 oberen Schneidezähne,
„ 12. „ 14. „ die 4 kleinen inneren Backenzähne und die beiden unteren äusseren Schneidezähne,
„ 18. „ 20. „ die 4 Augenzähne,
„ 24. „ 34. „ die 4 kleinen äusseren Backenzähne.

Zwischen 4½ und 5 Jahren erscheinen die 4 ersten grossen Backenzähne, welche bleibend sind.

§ 2. **Das Kindesalter.**

Das Kindesalter ist zu rechnen von der ersten Dentition bis zur Pubertät. In ihm sind die physiologischen Functionen nicht wesentlich verschieden von denen des Erwachsenen, nur ist der Gesammtstoffwechsel relativ grösser als beim Erwachsenen, aus Gründen, die schon früher erörtert wurden (siehe S. 101), und es fehlen die Geschlechtsfunctionen. In das Kindesalter fällt überdies die 2. Dentition. Sie beginnt im 7. Jahre und reicht im Wesentlichen bis zum 15. Es werden die ersten Zähne dabei in verschiedener Reihenfolge durch neue ersetzt, und zugleich kommen 4 neue grosse Backenzähne hinzu. Zwischen dem 18. und 25. Jahre, zuweilen sogar noch später, erscheinen dann schliesslich die letzten grossen Backenzähne oder Weisheitszähne.

Ueber die Veränderungen der Körpergrösse und des Körpergewichts mit zunehmendem Alter giebt die folgende Tabelle Aufschluss.

Alter	Mann		Weib	
	Länge m	Gewicht kg	Länge m	Gewicht kg
Geburt	0,5	3	0,5	3
5 Jahre . . .	1,0	15	0,95	14
10 „ . . ,	1,3	25	1,2	24
15 „ . . .	1,6	44	1,5	40
20 „ . . .	1,7	60	1,6	52
30 „ . . .	1,7	65	1,6	55
40 „ . . .	1,7	65	1,6	55
60 „ . . .	1,65	62	1,52	54
80 „ . . .	1,6	58	1,5	49

§ 3. Die Pubertät.

Die Pubertät ist die Zeit der Geschlechtsreife, sie fällt in das 14.—17. Lebensjahr.

Die Pubertät ist durch mannigfache Veränderungen im Körper gekennzeichnet. Beim Manne beginnt die Samenbildung, es wachsen die Scham- und Barthaare; der Kehlkopf entwickelt sich stärker, womit der Stimmwechsel verbunden ist. Es erwacht der Geschlechtstrieb. Der männliche Character tritt entschiedener hervor. Bei castrirten Kindern fallen diese Erscheinungen aus.

Beim Weibe, bei dem die Pubertät etwas früher beginnt als beim Manne, tritt die Ovulation und Menstruation auf; die Schamhaare wachsen auch und die Brustdrüsen entwickeln sich.

§ 4. Das Greisenalter, die Rückentwicklung und der physiologische Tod.

Das Alter der höchsten Reife umfasst beim Menschen das 25. bis 45. Lebensjahr. Von da ab beginnt die Rückentwicklung. Das Körpergewicht und die Körpergrösse gehen wieder etwas zurück. Die Stoffwechselgrösse nimmt ebenfalls ab. Die Functionen der Organe lassen nach. Es entsteht im höchsten Alter eine grosse Schwäche der Organe, besonders des Gehirns und des Herzens, und diese führt schliesslich, falls nicht vorher der Körper an intercurrenten Krankheiten gestorben ist, zum physiologischen Tode oder zum Tode an Altersschwäche. Beim Weibe beginnt die Rückentwicklung mit dem Klimacterium, welches sich durch Aufhören der Ovulation und Menstruation kennzeichnet. Das höchste vom Menschen erreichte Alter kann über 100 Jahre betragen. Die mittlere Lebensdauer des Menschen in den Kulturstaaten wird auf Grund der Sterblichkeitsstatistik zu 30 Jahren angegeben.

Sachregister.

A.

B.

C.

D.

H.

I.

J.

K.

L.

M.

R.

S.

Z.

Berichtigungen.

Seite	16	Zeile 10	von	unten	lies	CH_2OH statt $CH_2 . OH$.
„	21	„ 3	„	oben	„	$+ 3 H_2O$ statt $- 3 H_2O$.
„	35	„ 1	„	unten	„	VIII statt VII.
„	48	„ 17	„	oben	„	0,004—0,007 mm statt 0,004—7.
„	72	„ 9	„	„	„	Luftwegen statt Luftröhren.

